Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von *Tilapia*-Jungfischen *(Cichlidae, Teleostei)*

Inaugural — Dissertation
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Martin Dambach
aus
Stuttgart

1963

Druckerei Lindemann & Lüdecke, Berlin 61

7646

Tag der mündlichen Prüfung: 6. Dezember 1962

Dekan: Professor Dr. K. G. Grell

1. Berichterstatter: Professor Dr. H. M. Peters
2. Berichterstatter: Professor Dr. F. P. Möhres

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Veröffentlicht in: „Zeitschrift für Tierpsychologie", Band 20, Heft 3, S. 267 bis 296 (1963). Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

Vergleichende Untersuchungen über das Schwarmverhalten von *Tilapia*-Jungfischen *(Cichlidae, Teleostei)*

Von Martin Dambach

Mit 22 Abbildungen

Eingegangen am 4. März 1962

Inhalt: Einleitung S. 267. — Material und Methoden S. 268. — Allgemeine Bedingungen des Schwarmverhaltens. I. Allgemeine Beschreibung des Schwarmverhaltens: 1. Das Verhalten im Rahmen der elterlichen Brutpflege S. 269, 2. Das Verhalten der Jungen ohne Eltern S. 269. — II. Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Die Eier S. 271. — III. Die somatische Entwicklung: 1. Die Dottersacklarven S. 272, 2. Die Abhängigkeit der Endgröße der Jungfische von der Eigröße S. 272, 3. Der Differenzierungsgrad der Jungfische S. 274, 4. Über den Wassergehalt der Tilapia-Eier S. 275, 5. Über den Verlauf der Dotterresorption S. 277, 6. Die Größenvariabilität der Jungfische S. 277. — IV. Die Entwicklung der Bewegungsweisen S. 278. — V. Die Funktion der Augen S. 280. — Analyse des Schwarmverhaltens. I. Die Zweiergruppe S. 281. — II. Die Abstände in der Zweiergruppe S. 285. — III. Die Abstände im Schwarm S. 287. — IV. Attrappenversuche: 1. Allgemeine Reaktionen S. 288, 2. Abstände bewegter S. 290, 3. ruhender Kugeln S. 290. — V. Optomotorik und Schwarm S. 291. — Erörterung S. 291. — Zusammenfassung S. 293. — Summary S. 294. — Literaturverzeichnis S. 295.

In der Gattung *Tilapia* kennt man Substratbrüter, Maulbrüter im weiblichen und Maulbrüter im männlichen Geschlecht. Die wichtigsten Angaben über Vorkommen, Ethologie und Ökologie finden sich bei: L. R. Aronson 1945, 1949, 1951), G. P. Baerends und J. M. Baerends-van Roon (1950), A. Ben-Tuvia (1959), R. H. Lowe (McConnell) (1953, 1955, 1956, 1959), H. M. Peters (1959, 1961, 1963a), E. Shaw und L. R. Aronson (1954).

Bei den Substratbrütern führen beide Eltern den Jungenschwarm; bei den Maulbrütern im weiblichen Geschlecht führt nur die Mutter. Bei der einzigen als männlicher Maulbrüter sicher bekannten Art (*Tilapia macrocephala* = *heudeloti*) hält kein Elterntier mit den Jungen zusammen. Nur in den beiden ersten Fällen sind die Jungen an die Eltern gebunden, immer aber untereinander. Bei den Substratbrütern ist der Zusammenhalt in kleinen Gruppen sehr schwach, etwas stärker in großen. Relativ fester sind mutterlose Gruppen von Jungen weiblicher Maulbrüter, und besonders fest die (vaterlosen) des dritten Typs.

Die vorliegende Arbeit beschreibt diese Unterschiede und analysiert die ihnen zugrundeliegenden Faktoren. Dabei ist es geboten, unspezifische und spezifische Faktorengruppen auseinanderzuhalten. Wenn z. B. die Jungen der weiblichen Maulbrüter nach Verlassen des Maules viel fester zusammenhalten als die ausschwärmenden Jungen der Subtratbrüter, die sich ohne Eltern bald

zerstreuen, so sind diese Verhaltensunterschiede vielleicht nur solche des Alters, der Körpergröße und des Entwicklungszustandes, wie sie den artverschiedenen Eigrößen entsprechen. Die Substratbrüter haben nämlich kleine, dotterarme Eier; die der Maulbrüter sind bedeutend größer, besonders bei der im männlichen Geschlecht maulbrütenden *T. macrocephala*. Die Dottermenge bestimmt aber als wesentlicher Faktor die Dauer der Entwicklung und damit die Größe, die der Jungfisch erreicht, wenn der Dotter aufgebraucht ist. Allerdings ist es nicht wahrscheinlich, daß diese unspezifische Bedingung zur Erklärung aller Verhaltensunterschiede ausreicht. Vielmehr ist in anderem Zusammenhang auch sicher mit spezifischen Determinanten zu rechnen. Als Beispiel sei das Kontaktverhalten von Bastardlarven *T. tholloni* ♀ ~ *T. mossambica* ♂ oder *T. nilotica* ♂ gegenüber Elternattrappen erwähnt. Das Kontaktverhalten, wie es bei *T. mossambica* und *T. nilotica*, aber nicht bei *T. tholloni* auftritt, ist hier anscheinend von besonderen Erbanlagen abhängig (PETERS und BRESTOWSKY 1961).

Herrn Professor Dr. Hans M. Peters möchte ich für das Thema und die stets lebhafte Teilnahme am Fortgang der Arbeit herzlich danken, ebenso Herrn Rechtsanwalt von Schoenebeck, Göppingen, Herrn Dr. Lang, Zoologischer Garten Basel und Herrn Dr. Aronson, New York, für die freundliche Überlassung von Zuchttieren und Frau Dr. Trewavas, London, für die Bestimmung einiger Arten. Nicht zuletzt danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, sowie dem Institut für den Wissenschaftlichen Film, Göttingen, für die Unterstützung bei Filmaufnahmen.

MATERIAL UND METHODEN

Versuchstiere waren *T. tholloni* als Substratbrüter, *T. nilotica* als Maulbrüter im weiblichen und *T. macrocephala* als Maulbrüter im männlichen Geschlecht. Für die Untersuchungen über die Beziehung zwischen Eigröße und Endgröße dienten außerdem die Substratbrüter *T. guineensis* und *T. zillii*, ferner *T. mossambica* (weiblicher Maulbrüter) und *T. galilaea* (Maulbrüter)[1]). *T. zillii* und *T. galilaea* stammten aus Israel, die Herkunft der anderen Arten ist unbekannt. Bei dem verwendeten Zuchtstamm von *T. mossambica* färbt sich das balzende ♂ tiefschwarz, wobei die Kehle auffallend weiß hervortritt.

Die Eier der Maulbrüter wurden in ständiger Bewegung bei 27 ± 1° C in einem Brutapparat aufgezogen (die Vorrichtung wird von M. BRESTOWSKY beschrieben werden). Die Eier der Substratbrüter standen in mit Gaze bedeckten Petrischalen ebenfalls bei 27 ± 1° C unter fließendem Wasser. Nach dem Schlüpfen kamen die Dottersacklarven, sofern sie zu Verhaltensversuchen dienen sollten, meist einzeln in innen mattierte, optisch homogene Petrischalen von 5 cm Durchmesser und 1—1,5 cm Wasserstand[2]). Die Schalen standen fortan im Thermostaten bei 27 ± 1° C und wurden nur zur täglichen Erneuerung des Wassers herausgenommen. Nach Resorption des Dottersackes erhielten die Tiere ausschließlich frisch geschlüpfte *Artemia*-Nauplien. Die Eier und Larven wurden mit dem Meßokular, die Jungfische mit dem Kreuztisch des Mikroskops fortlaufend gemessen. Die Länge (von der Schnauzenspitze bis zum Hinterrand der Schwanzflosse) wurde an Jungfischen und Larven gemessen, die nach nur wenige Sek. langem Aufenthalt in einer 0,01—0,03prozentigen Lösung von MS 222[3]) vorübergehend bewegungslos waren. Sie hemmte die Entwicklung nicht, außer wenn mehr als einmal täglich narkotisiert wurde.

---

[1]) Bei unserer israelischen Form beteiligt sich möglicherweise das ♂ an der Brutpflege (BEN TUVIA 1959).

[2]) Bei den isoliert aufgezogenen war der Ausfall nicht größer als bei den im Schwarm herangewachsenen Jungen.

[3]) Narkotikum der Sandoz AG Basel (Meta-amino-Bezoesäureäthylester). Siehe auch PETERS, 1951: Z. vergl. Phys. **33**, 228.

ALLGEMEINE BEDINGUNGEN DES SCHWARMVERHALTENS

I. Allgemeine Beschreibung des Schwarmverhaltens

1. Das Verhalten im Rahmen der elterlichen Brutpflege

a) Substratbrüter: Das *tholloni*-♀ drückt die Eier mit Hilfe der Laichpapille am Boden der Grube fest. Sie bilden dort einen zusammenhängenden, flachen Kuchen, der von beiden Eltern abwechselnd bewacht und befächelt wird. Nach dem Schlüpfen bleiben die Larven mit Hilfe eines Sekretes, das aus am Kopf gelegenen Drüsen austritt, aneinander- und am Boden festgeheftet. Mit Beginn der Gassekretion in der Schwimmblase verlassen die Jungfische unter Führung der Eltern die Grube. Sie bilden einen Schwarm, der sich stets wenigstens um einen der beiden Eltern schart. Wir sprechen hier mit Peters von einer „Elternfamilie". Bei Dunkelheit werden die Jungfische in eine Grube zurückgebracht.

b) Maulbrüter im weiblichen Geschlecht: Bei *nilotica* und *mossambica* nimmt das ♀ die Eier gleich nach der Ablage in die Mundhöhle auf. Werden die fertig entwickelten Jungen entlassen, so bilden sie unter sich einen Schwarm, der aber ständig in der Nähe der Mutter bleibt und bei Beunruhigung oder Dunkelheit in ihre Mundhöhle zurückzuschwimmen trachtet. In diesem Falle liegt eine „Mutterfamilie" vor.

c) Maulbrüter im männlichen Geschlecht: Bei *macrocephala* nimmt das ♂ das Gelege in die Mundhöhle auf. Gleich nach der Freigabe schwimmen die Jungen als wohlgeordneter Schwarm davon. Eine Familienbildung unterbleibt hier.

Die oben kurz beschriebenen ethologischen Typen sind aus der *Tilapia*-Literatur bereits bekannt, sei es von denselben oder von verwandten Arten. Übrigens ist der Typus der Substratbrüter mit elterlicher Brutpflege und der der weiblichen Maulbrüter unter den Cichliden weit verbreitet (Peters 1937, 1941, Noble und Curtis 1939, Baerends und Baerends van Roon 1950, Reinboth 1956).

Nicht viel weiß man über die Dauer der Brutpflege und über die Auflösung der Familienverbände unter natürlichen Bedingungen. Aus der Literatur geht hervor, daß die jungen Tilapien, nachdem sie die Eltern verlassen haben, meist in großen Schwärmen im flachen Wasser auftreten (Lowe — McConnell — 1956, 1959; Joint Fish. Res. 1960, bezüglich *galilaea* mündliche Mitteilung Peters). Experimentelle Untersuchungen über den sozialen Verband Eltern-Jungfische liegen bereits vor (Peters 1937, 1941, Noble und Curtis 1939, Baerends und Baerends-van Roon 1950)[4]).

Bei den männlichen Maulbrütern fehlt, wie erwähnt, eine Bindung zwischen den Elternfischen und den Jungen. In allen drei Fällen sind aber die Jungfische untereinander (optisch) gebunden, was aus der Tatsache folgt, daß sie nach Entfernung der Eltern mehr oder weniger als Schwarm bestehen bleiben.

2. Das Verhalten der Jungen ohne Eltern

Die zur Zeit in Tübingen laufenden Arbeiten zielen darauf ab, die Bindung an die Eltern näher zu analysieren. Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Frage der Bindung der Jungen untereinander.

---

[4]) Nach Abschluß der Arbeit erschienen zu diesem Thema noch Kuenzer (1962) und Kühme (1962).

Frühere Autoren haben, um die Bindefähigkeit der Jungen untereinander als solche zu untersuchen, die Eltern entfernt. Um das Verhalten erfahrungsfreier Jungen ohne Eltern beurteilen zu können, zog ich die Jungtiere von den Eltern isoliert in Schalen auf.

a) *tholloni.* Etwa 800—1000 sieben Tage alte, 6 mm lange, soeben ausgeschwärmte Jungfische aus einem elternlos aufgezogenen Gelege werden in ein 100 × 39 × 26 cm großes Beobachtungsbecken gesetzt, das ihnen genügend Bewegungsfreiheit bietet. In kurzer Zeit bildet sich ein Schwarm, der sich auf zweierlei Weise verhalten kann. Entweder bleibt er ständig nahe bei einem auffälligen Gegenstand, z. B. dem Heizer, Ausströmer, der Ecke des Aquarienrahmens, oder er beginnt im Becken umherzuwandern. Im als Ganzes stillstehenden Schwarm bewegen sich die Einzeltiere ziel- und regellos schwänzelnd in Kreisen, Spiralen und Mäandern wirr durcheinander. Im wandernden Schwarm ordnen sie sich parallel zueinander. Die Gesamtform wechselt ständig; es bilden sich dichte und schüttere Zonen, oder es trennen sich lange „Strähnen" ab, vereinigen sich aber bald wieder mit dem Hauptschwarm.

Setzt man weniger als 15 Tiere ein, so zerstreuen sie sich über das ganze Becken, und es kommt kein Schwarm zustande. Treffen zufällig zwei Tiere aufeinander, so bleiben sie nur für wenige Sek. zusammen und verlieren sich dann wieder. Bei der Grenze von 15—20 Tieren stellt sich eine Art dynamisches Gleichgewicht ein: Von einer lockeren Schwarmgruppe spalten sich laufend Tiere ab und andere gesellen sich wieder dazu. Protokollbeispiel: 22. August 1960, *tholloni,* 8 Tage alt, einmal gefüttert, 6—7 mm lang. 16 Tiere 16h 46 gleichzeitig ins Becken gesetzt, 16h 48 sind 7 Tiere, 16h 50 deren 8 in lockerer Gruppe beisammen, 16h 52 alle Tiere einzeln, 16h 54 wieder 4, um 16h 56 wieder 6, um 16h 58 deren 9 in lockerer Gruppe beisammen.

b) *nilotica.* 15 Tiere, 10 Tage alt, ungefüttert, 9 mm lang, Aufzucht in Schale. Die Tiere schließen sich gleich nach dem Einsetzen zu einem wohlgeordneten Schwarm zusammen. Die Abstände sind relativ gleichmäßig, die Bewegungen der Einzeltiere stoßartig und meist geradlinig. Der Schwarm läßt sich stufenweise bis auf 2 Tiere reduzieren, die längere Zeit als „Zweiergruppe" zusammenbleiben.

c) *macrocephala.* 15 Tiere, 16 Tage alt, ungefüttert, 12,3 mm lang, Aufzucht in Schale. Die Tiere halten noch bessere Ordnung als *nilotica.* Die Einzeltiere bewegen sich ausgeprägt stoßweise und gradlinig und bleiben stets zusammengeschart, selbst die Zweiergruppe hält lange Zeit zusammen. Über die Trennung infolge eines schließlich eintretenden Gewöhnungseffektes s. S. 282.

Demnach reicht bei ausschwärmenden *tholloni*-Jungfischen die gegenseitige Bindung nicht aus, um immer weniger Tiere zusammenzuhalten. Dagegen wahren *nilotica* und *macrocephala,* die ja in vergleichsweise späteren Entwicklungsphasen beobachtet wurden, sogar noch bis zur Zweiergruppe für längere Zeit ihren Zusammenhalt. Daß dabei optische Reize stark beteiligt sind, ja allein genügen (BAERENDS und BAERENDS-VAN ROON 1950), kann ich bestätigen. Läßt man ein Becherglas mit einem kleinen Schwarm darin im Aquarium schwimmen, so kommen die rundherum einzeln verstreuten Jungfischchen heran und versuchen ins Glas einzudringen. Bewegt man das Glas, so folgen sie ihm. Eine Reaktion auf einen art- oder gattungseigenen Schreckstoff, wie ihn v. FRISCH (1938) bei der Elritze und SCHUTZ (1956) bei anderen Cypriniden nachweisen konnten, fehlt. Verletzte oder tote Tiere werden entweder nicht beachtet oder aufgefressen.

II. Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte: Die Eier

Die Größe und Form der Eier. Die Eier der Maulbrüter sind durchweg größer (Lowe — McConnell — 1955, Peters 1959, 1963 b) als die der Substratbrüter und mehr eiförmig, das spitze Ende am animalen Pol. Bei *macrocephala* ist das Ei besonders deutlich „eiförmig", bei *nilotica* leicht unregelmäßig geformt (Abb. 1).

Abb. 1: Typische Eigrößen und Variationsbereich bei drei *Tilapia*-Arten

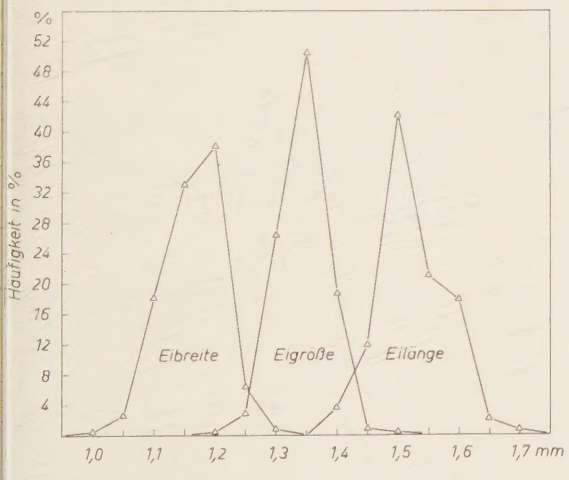

Abb. 2: Variationen der Eidimensionen in einem Gelege von *tholloni*. n = 932; Eibreite: M = 1,17 mm; Eilänge: M = 1,52 mm; Eigröße: M = 1,34 mm. Mittlerer Fehler m stets $< \pm 0{,}002$ mm

Die Eifarbe ist bei *macrocephala* gelb bis orange, bei *nilotica* hellgelb bis gelb und bei Wildfängen von *galilaea* olivgrün. Die Eier der Substratbrüter *(tholloni, zillii, guineensis)* haben angenähert die Form eines Rotationsellipsoides, mit einer leichten Abplattung an der Stelle, wo sie, der Länge nach, auf der Unterlage befestigt sind. Die Farbe reicht von grün bis braun, und die Eihülle trägt sogenannte Haftfäden (von Kraft und Peters, im Druck).

Abb. 2 veranschaulicht die Variabilität eines *tholloni*-Geleges von 932 Eiern. „Eigröße" (Peters 1959) bedeutet die halbe Summe aus dem größten Durchmesser und der Breite des Eies. Als größter Durchmesser oder „Eilänge" gilt die Längsachse des Eies, gemessen vom Vorderrand der Keimscheibe bis zum Hinterrand der Dottermasse. Die Eihülle wird dabei nicht berücksichtigt. Die „Eibreite" wird senkrecht zur Eilänge jeweils an der dicksten Stelle gemessen. Sie liegt bei den Substratbrütern fast immer in der Mitte der Längsachse, bei den Maulbrütern meist näher dem vegetativen Pol.

Die größten Eier hat *macrocephala*. Die größte bei uns bis jetzt beobachtete Länge betrug 4,5 mm. Die kleinsten fanden sich bei *tholloni* mit 1,2 mm. Die Werte für *nilotica* liegen dazwischen. In der Natur dürften die unteren Grenzen der Eigrößen bei den einzelnen Arten etwas höher liegen. Wie u. a. Garrod 1959 an *esculenta* gezeigt hat, werden die Tiere im Aquarium früher geschlechtsreif (Länge 10 cm) als im Freien (Länge 20—25 cm) und legen dann entsprechend kleinere Eier.

Die Zahl der Eier. Je größer das Ei, desto kleiner ist bei *Tilapia*-Arten die Eizahl. Nach Ladiges (1959) hat der maulbrütende Cichlide *Tropheus moorei* nur 5—7, dafür aber 7 mm lange Eier. Nach Peters (1959, 1963 b) gilt bei *mossambica* die Korrelationsregel sogar bei einem und demselben ♀: Das gesamte Laichgewicht steht in bestimmter Beziehung zum Körpergewicht, und je mehr Eier das Gelege enthält, um so kleiner sind sie.

Die mittlere Eizahl von 7 *tholloni*-Gelegen betrug 1393 (Ein 11,59 g schweres ♀ hatte 1680 Eier). Bei 4 *nilotica*-Gelegen betrug der Durchschnittswert 299 (Ein 43,9 g schweres ♀ hatte 295 Eier). 7 *macrocephala*-Gelege hatten im Mittel 481 Eier (ein 156 g schweres ♀ hatte 408 Eier) immer ungerechnet die während des Ablaichens gefressenen Eier.

III. Die somatische Entwicklung

1. Die Dottersacklarven

Wie Abb. 3 links an 3 Beispielen zeigt, ist beim Schlüpfen der Dottersack um so größer, je größer das Ei war. Bei *tholloni* schlüpfen die Larven bei 27° C

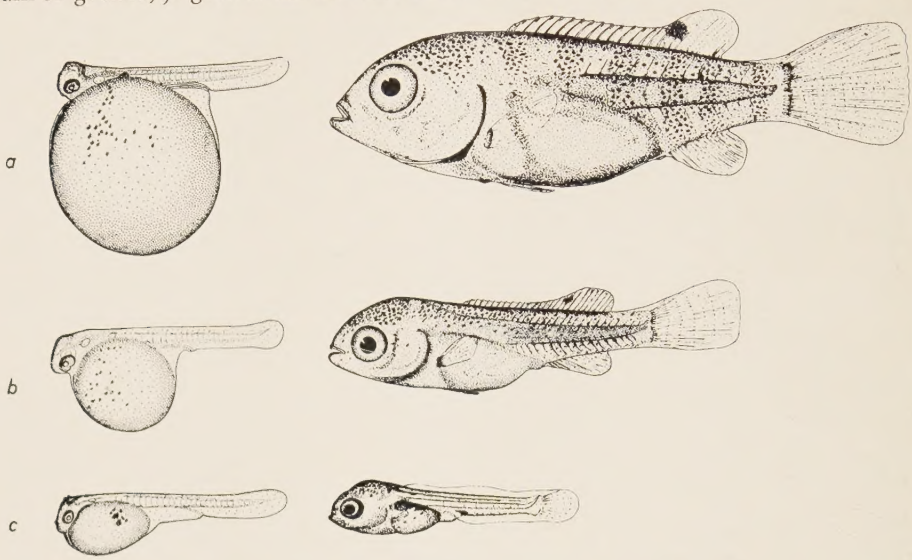

Abb. 3: Habitus von Larven und Jungfischen in einander entsprechenden Stadien. Linke Seite: Dottersacklarven zum Zeitpunkt des Schlüpfens. Rechte Seite: Jungfische im Stadium der Endgröße. a = *macrocephala;* b = *nilotica;* c = *tholloni.* Die Schlüpfzeiten von *macrocephala* und *nilotica* variieren, so daß insbesondere die Pigmentierung der Augen Unterschiede zeigen kann. Das Gefäßsystem der Larven auf Dottersack, Präanal- und Analflosse wurde nicht eingezeichnet. Nach Photographien

nach etwa 45 Std. Sie heften sich mittels des fadenbildenden Sekretes aus drei Paaren an der Kopfoberseite gelegener Drüsen (ILG 1952) in Rücken- oder Seitenlage fest und schwänzeln unausgesetzt (S. 278).

In der Larventraube zeigen alle Schwänze nach außen. So entsteht eine bei Tuschezusatz gut sichtbare Strömung, die ständig neues Atemwasser heranführt. In diesem Zusammenhang sei das larvale Atmungsorgan im Schwanz erwähnt, ähnlich dem von KRYŽANOVSKY (1934) bei *Hemichromis* beschriebenen. Gegen Ende der Larvalphase läßt die Sekretion der Haftdrüsen nach, die Tiere nehmen die normale Körperlage ein und erheben sich nach Füllung der Schwimmblase ins freie Wasser.

Nach SHAW und ARONSON (1954) müssen die Eier von *macrocephala* bei künstlicher Aufzucht bewegt werden; aber daß stilliegende Eier sterben, weil sich der Embryo auf die Oberseite verlagert (PETERS in Vorbereitung), wird von den Autoren nicht erwähnt. Die angegebene Zeit von 5—6 Tagen bis zum Schlüpfen scheint sich auf eine Temperatur von 26° C zu beziehen. Sie beträgt bei 27° C 48—72 Std. (Bei *nilotica* maximal 96 Std.). Die Larven der Maulbrüter haben keine funktionsfähigen Haftdrüsen. Neben dem auch hier ausgebildeten Kapillarsystem im Anal- und Präanalflossensaum sind auch die Dottersackgefäße reich verzweigt und für die Atmung wichtig. *Macrocephala* füllt seine Schwimmblase entsprechend der langen Entwicklungszeit später als *tholloni,* aber bei noch verhältnismäßig größerem Dottervorrat als *tholloni.* Übrigens beginnt bei *Tilapia* die Schwimmblase Gas zu sezernieren, ohne daß vorher eine Luftblase aufgenommen wurde.

2. Die Abhängigkeit der Endgröße der Jungfische von der Eigröße

Große Eier entwickeln sich gemäß ihrem Dotterreichtum langsamer, und die schlüpfreifen Jungfische sind größer als bei kleineren Eiern.

Bei *Salmo fario* ist nach GRAY (1928) bei einer bestimmten Temperatur die Endgröße es Embryos der Dottermenge des Eies proportional. Verringert man den Dottervorrat der ier, so bleibt auch die Endgröße des Embryos entsprechend kleiner. Abb. 3, rechts, macht diese eziehung bei *Tilapia* anschaulich, und Abb. 4 zeigt die Abhängigkeit der Embryonalzeit on der Dottermenge. Für das Folgende ist besonders bedeutsam die Beziehung zwischen ndgröße und Differenzierungsgrad der Jungfische.

In der Literatur verstreute auf maulbrütende Tilapien bezogene Angaben haben den Mangel, daß die Längen der Jungfische nicht in einem definierten Stadium gemessen wurden

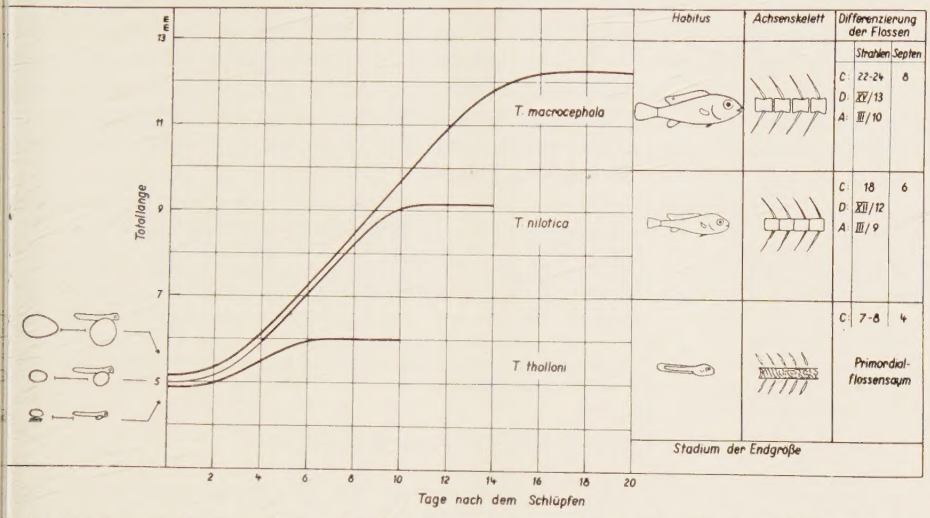

Abb. 4: Schematische Darstellung der Zusammenhänge zwischen Eigröße, Entwicklungsdauer, Endgröße und Differenzierungsgrad der Jungfische. In der zur *T. tholloni*-Kurve gehörigen Schemazeichnung sollte der Dottersack der Larve etwas größer, nämlich fast ebenso groß sein wie das links daneben abgebildete Ei

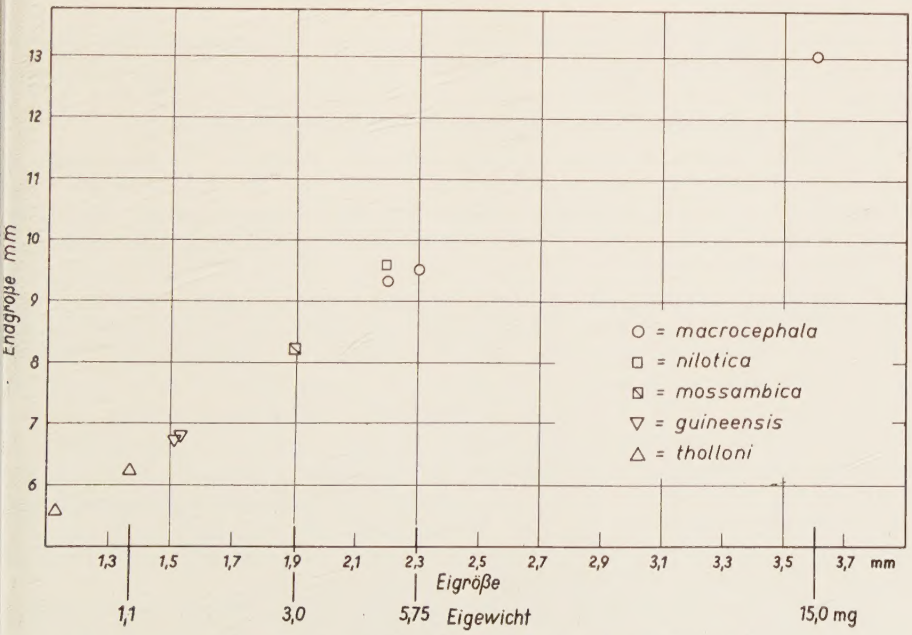

Abb. 5: Beziehung zwischen Eigröße (Eigewicht) und Endgröße der Jungfische

oder aus technischen Gründen (Wildfänge von bruttragenden Maulbrütern) nicht gemessen werden konnten. Zudem bleibt in jedem Falle die Größe der Eier, aus denen die Jungfische hervorgehen, unbekannt. Schließlich ist noch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß die gemessenen Dottersacklarven planktonische, mit dem Atemwasser in das Maul des Elterntieres gelangte, Nahrung aufgenommen hatten (siehe FRYER 1961). Bei *Thropheus moorei* (S. 271) erreichen bei einer Eilänge von 7 mm die nach 4 Wochen zum ersten Male freischwimmenden Jungfische eine Länge von etwa 15 mm.

Auf die Schwierigkeit, das genaue Ende der Embryonalentwicklung physiologisch zu definieren, weist SMITH (1952) im Falle der Regenbogenforelle hin. Bei *Tilapia,* insbesondere bei den Maulbrütern, ist es nicht leichter. Die äußerlich sichtbare Umwachsung des Dotters ist nicht brauchbar, da in diesem Stadium Wachstum und Ausdifferenzierung noch nicht abgeschlossen sind. Relativ leicht ist es dagegen, durch tägliche Längenmessungen den Wachstumsstillstand festzustellen. Die dann erreichte Länge wird fortan Endgröße genannt.

Abb. 5 stellt die gesuchte Beziehung in Durchschnittswerten dar. Die Aufzuchtbedingungen waren in allen Fällen die gleichen: 27 °C, fließendes, durchlüftetes Wasser. Die Eier der Substratbrüter kamen nach dem Vermessen einzeln in Petrischalen und blieben dort bei täglichem Wasserwechsel bis die Jungfische die Endgröße erreicht hatten. Die Eier der Maulbrüter wurden aus technischen Gründen zu 10—30 zusammen im Brutschrank aufgezogen, jeweils aus dem gleichen Gelege, von denen ungefähr gleichgroße ausgemessen wurden. Die Eigrößen wurden in Klassen zu 0,2 mm zusammengefaßt. Der Durchschnittswert einer Klasse und der Durchschnitt der zugehörigen Endgrößenwerte von den überlebenden Tieren ergab jeweils einen Kurvenpunkt.

3. Der Differenzierungsgrad der Jungfische

Ernährungsphysiologisch gesehen stehen die Jungfische aus verschieden großen Eiern am Ende der Dottersackperiode im gleichen Stadium, der Umstellung auf die aktive Nahrungsaufnahme. Zu diesem Zeitpunkt schwärmen die jungen Substratbrüter aus der Grube; die jungen Maulbrüter verlassen die Mundhöhle des Elternfisches. Die Endgrößenmessung erlaubt einen exakten Vergleich der Jungfische eben zu dem Zeitpunkt, zu dem normalerweise das Freileben beginnt.

Wie die Größe der Tiere in dieser Phase von der artspezifischen Eigröße abhängt, wurde eben beschrieben. Für die Beurteilung der Verhaltensweisen kommt es vor allem auf die morphologische Differenzierung (Abb. 3 und 4) und die physiologische Leistungsfähigkeit auf diesem Stadium an.

Tholloni ist am weitesten zurück. Statt der unpaaren Flossen haben sie erst den undifferenzierten primordialen Saum, nur am Schwanzende sind Flossenstrahlen mit angedeuteter Gliederung zu erkennen; innen scheint die ungegliederte Chorda durch. Wirbelanlagen sind im Totalpräparat noch nicht zu erkennen. Die Pigmentierung ist am stärksten auf der Oberseite des Kopfes und über der Schwimmblase. Bei *nilotica* sind bereits Rücken-, Schwanz- und Afterflosse getrennt und von Flossenstrahlen gestützt. Schon im Totalpräparat sieht man Wirbel mit Rippen- und Dornfortsätzen angelegt. Die Guanin- und Melaninpigmentierung im Bereich des Vorderkörpers und Schwanzes nimmt stark zu. Bei *macrocephala* erinnern die Körperproportionen schon an Adulttiere. Die Ausbildung der Flossen ist noch weiter fortgeschritten. An der Basis der einzelnen Strahlen der Schwanzflosse setzen im Totalpräparat sichtbare Muskeln an und machen sie beweglich. Die Wirbel nehmen äußerlich bereits die typische Form an. Auf Körper und Schwanz bildet sich ein Pigmentierungsmuster, und der gattungsspezifische „Tilapiafleck" im Bereich der ersten Weichstrahlen der Rückenflosse erscheint deutlich.

Fragen wir weiter nach dem Fortgang der Entwicklung vom Erreichen der Endgröße an: Macht *tholloni* dieselben Veränderungen durch, die *nilotica*

und *macrocephala* schon als Embryonen hinter sich brachten? Entwickeln sich die Wirbelanlagen der freischwimmenden *nilotica*-Jungen ebenso weiter, wie die von *marcrocephala* als Embryonen? Oder sind die Entwicklungsläufe nicht doch auch in arteigener Weise geprägt? Diese Frage wurde im Hinblick auf die Ausbildung der Schwanzflossenstrahlen untersucht.

An der Basis der wachsenden Schwanzflosse legen sich vom oberen und unteren Rand neue Strahlen an. Gleichzeitig wachsen die schon vorhandenen in die Länge. Während die Neubildung von Strahlen an der Randzone der Flosse kontinuierliche, schwer abzugrenzende Übergangsformen zeigt, werden beim terminalen Wachstum der Flossenstrahlen in regelmäßigen Abständen neue, durch Septen von einander getrennte Glieder angesetzt, die sich leicht abzählen lassen. Diese ändern sich weiterhin nicht mehr; nur die letzten und vorletzten Glieder verkürzen sich, wenn neue dazukommen. Beim weiteren Wachstum verdecken die am Schwanzansatz sich bildenden Schuppen das Bild; die Strahlen verdicken sich, und nach etwa 14 Septen, bei einer Totallänge von etwa 20 mm, beginnen sich die mittleren zu gabeln.

Wie Abb. 6 zeigt, liegt die Anzahl der Septen der beiden mittleren Flossenstrahlen bei *tholloni* durchschnittlich etwas höher als bei ebensolangen

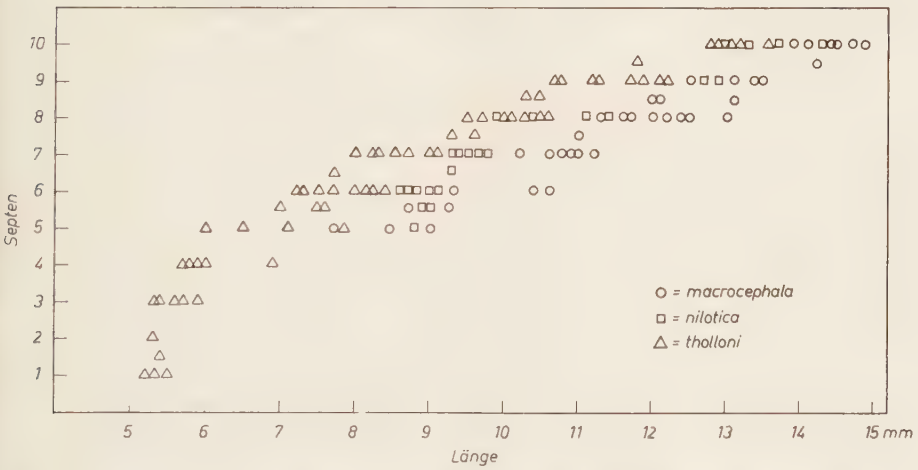

Abb. 6: Anzahl der Septen (Nodien der mittleren Schwanzflossenstrahlen). Im Bereich von 7—15 mm angenähert isometrisches Wachstum

nilotica und *macrocephala*, offenbar weil die ganze Schwanzflosse bei den *tholloni*-Jungen relativ groß ist. L. FISHELSON verfolgt die Frage weiter.

4. Über den Wassergehalt der Tilapia-Eier

Sollte außer dem Dottergehalt auch der Wasserreichtum der Eier bei ihren Größenunterschieden mitsprechen, so müßten sich die bisher angenommenen Beziehungen noch verwickelter gestalten.

Aus Gelegen der drei Arten wurden je 50 bzw. 100 Eier meist wenige Stunden nach dem Ablaichen, spätestens aber nach einem Tag entnommen, unter dem Mikroskop auf Fließpapier an der Luft von dem anhaftenden Wasser befreit, bis die Eihülle nur noch matt glänzte, aber noch straff gespannt war. Darauf wurden sie mit einer Analysenwaage auf 0,05 mg genau gewogen und anschließend 24 Std. lang bei 105—110° C im Thermostaten getrocknet. Nach Abkühlung im Exsikkator auf Zimmertemperatur wurde wieder gewogen

und der Wassergehalt errechnet. Der Fehler der Methode ist sicher so gering, daß er vernachlässigt werden kann. Bei *macrocephala*, wo die zu erwartende Abweichung am größten ist, ergab eine Kontrollbearbeitung folgende Werte (Tab. 1):

Tab. 1. Kontrollbestimmung von Frischgewicht und Trockengewicht an 2 Portionen *macrocephala*-Eiern

	n Eier	Frischgewicht mg je Ei	Trockengewicht mg je Ei
Portion 1	50	5,14	2,40
Portion 2	50	5,02	2,41

Am meisten Wasser enthalten die Eier von *tholloni* mit durchschnittlich 60 %. *Macrocephala* folgt mit durchschnittlich 57% und *nilotica* mit 52%. Mit der Zunahme der Eigröße innerhalb einer Art (siehe *macrocephala*) ändert sich der Wassergehalt nicht (Abb. 7). Bei zwei *zillii*-Gelegen ergab sich ein Wassergehalt von 61,6 bzw. 62,8%. Von *galilaea* stand nur fixiertes Material zur Verfügung[5]).

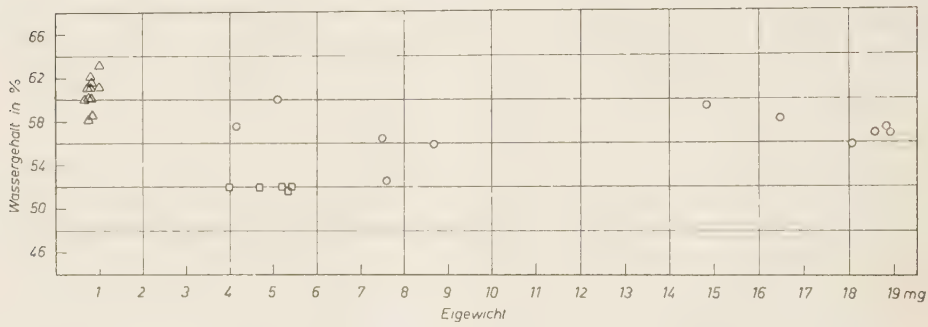

Abb. 7: Wassergehalt von *Tilapia*-Eiern

Die Eier waren direkt in die Fixierungsflüssigkeit (4 % Formol) gestreift worden. Vor der Wägung wurden sie gewässert und dann wie oben behandelt. Vergleichswägungen von in frischem Zustand gewogenen Gelegeeinheiten zeigten, daß die aus fixiertem Material gewonnenen Werte um 1—2 % zu hoch liegen.

Der Durchschnittswert aus 9 fixierten Proben zu je 100 Eiern betrug 52,4 %.

Das in den Messungen erfaßte Wasser gehört überwiegend dem Ei selbst zu. Der perivitelline Raum (Abb. 1), der sich nach der Ablage der Eier durch Wasseraufnahme bildet (bei *tholloni* in der Regel nur bei befruchteten Eiern, bei *macrocephala* und *nilotica* auch unabhängig davon), ist geringfügig im Vergleich zum Gesamtvolumen des Eies. Dazu folgendes Protokoll: *tholloni*-♀, 16,8 g schwer, Körperlänge 99 mm. Beginn des Laichaktes 13.40 Uhr. Nach 40 Min. unterbrochen; restliche Eier ohne Befruchtung in Wasser gestreift. 1. Wägung: 15.50 Uhr, 100 befruchtete Eier mit perivitellinem Raum (4-Zell-Stadium). Frischgewicht: 83,85 mg, Trockengewicht: 32,10 mg. 2. Wägung: 16.20 Uhr, von den unbefruchteten Eiern 100 ohne perivitellinen Raum und mit leicht eingedellter Eihülle ausgelesen. Frischgewicht: 80,35 mg, Trockengewicht: 32,90 mg.

Der errechnete Unterschied von 7 % im Gesamtwasser bezieht sich vermutlich auf den perivitellinen Raum.

Es wird, wenn überhaupt, nur sehr wenig Wasser in der letzten Phase der Reifung innerhalb des Ovars in das Tilapia-Ei aufgenommen. Dagegen können sich bekanntlich die Eier vieler mariner Teleosteer durch Wasseraufnahme unmittelbar vor dem Laichakt erheblich vergrößern.

[5]) Herrn Prof. Dr. Peters danke ich herzlich für die Beschaffung des Materials anläßlich eines Aufenthaltes in Israel.

5. Über den Verlauf der Dotterresorption

Um den Vorgang der Dotterumsetzung summarisch zu erfassen, wurden bei einer Serie von *tholloni*, von der Entwicklung des Eies an, laufend Frischgewicht und Trockengewicht bestimmt.

Jeweils 50 Larven wurden unter mikroskopischer Kontrolle von anhaftendem Wasser auf Fließpapier befreit und nach Bestimmung des Frischgewichtes im Thermostaten bei 105 bis 110° C getrocknet. Die letzte Probe wurde unmittelbar vor dem zu erwartenden Hungertode entnommen.

Ab. 8 zeigt, wie zu erwarten, eine stetige Abnahme der Trockensubstanz vom Zeitpunkt des Schlüpfens bis zum physiologischen Tode. Das Frischgewicht hingegen nimmt besonders schnell in der Phase des stärksten Wachstums der Larven zu (4.—7. Lebenstag = 2. bis 5. Tag nach dem Schlüpfen), bis zu einem Maximum, dem Stadium der Endgröße. Hat das Tier nun keine Möglichkeit, Nahrung aufzunehmen, so muß es den Energiebedarf durch Verbrauch von Körpersubstanz decken (weitere Abnahme des Trockengewichtes), was zugleich eine Verminderung des Wassers zur Folge hat (Abnahme des Frischgewichtes).

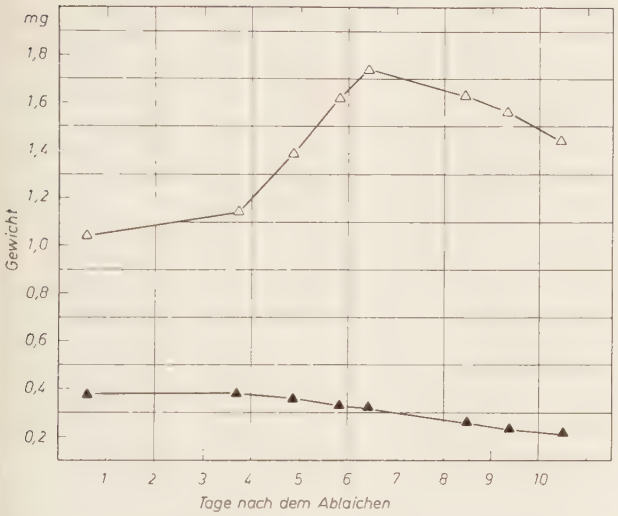

Abb. 8: Veränderungen von Frischgewicht (obere Kurve) und Trockengewicht (untere Kurve) vom Beginn der Entwicklung bis zum Hungertod bei *tholloni*

Tab. 2. Unterschiede in der Entwicklung bei ungefütterten und gefütterten Dottersacklarven von *macrocephala*

	ungefüttert	gefüttert
Länge in mm	11,4	13,5
Frischgewicht in mg	20,86	32,05
Trockengewicht in mg	5,1	7,1

Ob die Dottersacklarven zur Nahrungsaufnahme befähigt sind, und wie sich diese auf das Wachstum und die Resorption des Dotters auswirkt, prüfte ich an *macrocephala:* 10 Larven wurden vom 10. Tag nach Ablaichen an täglich mit frischgeschlüpften Artemia-Nauplien im Überschuß gefüttert. 10 Kontrolltiere blieben ungefüttert, hatten also nur den Dotter als Nahrung. Es zeigte sich, daß die Resorption des Dotters durch zusätzliche Nahrungsaufnahme nicht verzögert wurde; die gefütterten Larven wuchsen bedeutend schneller. Am 19. Tag war in beiden Fällen — soweit erkennbar — der Dotter nahezu resorbiert. Nun wurde der Versuch abgebrochen und von beiden Serien die durchschnittliche Länge und das mittlere Gewicht der Tiere bestimmt (Tab. 2).

Daß außer dem Dottervorrat noch verschiedene exogene Faktoren während der Embryonalentwicklung die Größe der Tiere beeinflussen können, zeigen Untersuchungen von Hempel und Blaxter (1961) am Hering, wo eine Abhängigkeit der Larvengröße (Myomerenzahl) von Temperatur und Salzgehalt besteht. Nach Hamdorf (1961) spielt bei Wachstum und Differenzierung von *Salmo irideus*-Larven neben der Temperatur auch der Sauerstoffpartialdruck eine wichtige Rolle.

6. Die Größenvariabilität der Jungfische

An älteren Schwärmen von *tholloni* fällt stets der starke *Größenunterschied* der Tiere auf, obwohl diese doch aus dem gleichen Gelege hervorgegangen sind (Abb. 9). Die Variationskurve ist negativ asymmetrisch, ihr Maximum liegt links von der Mitte, was bei *nilotica* und *macrocephala* gleicher Durchschnittsgröße nicht der Fall ist. Um dieser Erscheinung nachzugehen, wurde ein ganzer Schwarm *tholloni* kurz vor dem Ausschwärmen in

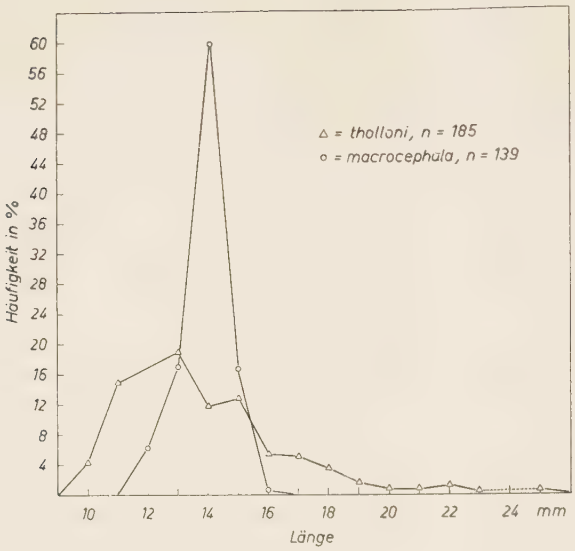

Abb. 9: Größenstreuung im Schwarm

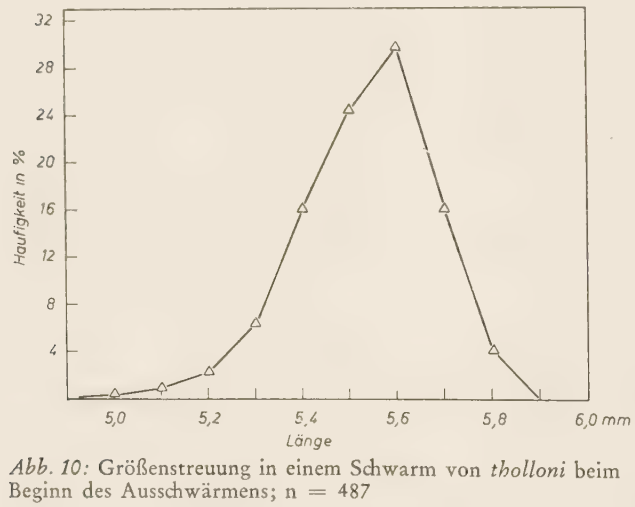

Abb. 10: Größenstreuung in einem Schwarm von *tholloni* beim Beginn des Ausschwärmens; n = 487

fixiertem Zustand vermessen. Die Kurve (Abb. 10) zeigt eine positive Asymmetrie. Die Verteilung der Eigrößen aber ist angenähert symmetrisch (Abb. 2). Dazu ist folgendes zu bemerken: In dem untersuchten Stadium (Abb. 10) hatte der größte Teil der Tiere noch nicht die Endgröße erreicht. Lediglich diejenigen aus extrem kleinen Eiern hatten ihren Dottervorrat resorbiert, während die aus großen noch relativ viel Dotter besaßen. Ohne Fütterung wären letztere noch etwas gewachsen; die Kurve hätte sich der Symmetrieform genähert. Die beobachtete Asymmetrie (Abb. 9) könnte darauf beruhen, daß die Larven aus großen Eiern, mit großem Dottervorrat gegenüber den kleinen im Vorteil sind. Es läßt sich z. B. beobachten, daß größere Tiere pro Zeiteinheit mehr und größere Futterbrocken aufnehmen können. Andererseits sind auch bei isolierter Aufzucht und Fütterung im Überschuß die Wachstumsgeschwindigkeiten verschieden. Das läßt eher an eine Erklärungsmöglichkeit denken, wie sie die Ergebnisse von O. WEISS (1921) nahelegen. Er konnte feststellen, daß die Wachstumsgeschwindigkeit bei Karpfen mit der Zellgröße korreliert ist. Jedenfalls sind bei *Tilapia* die ersten Blastomeren um so größer, je größer das Ei ist (mündliche Mitteilung PETERS).

IV. Die Entwicklung der Bewegungsweisen

Bewegungsweisen. Die Frage, ob und wie sich die Ausbildungsunterschiede z. B. des Achsenskelettes und Flossenapparates auf die Bewegungsweisen der Fische auswirken, wurde mit Hilfe von Filmaufnahmen untersucht[6]).

Tholloni

1. Schwänzelstadium, Länge 4,5—5 mm. Das am Sekretfaden befestigte Jungtier (S. 272) schlängelt fast pausenlos (Abb. 11). Teilbild 2 zeigt

[6]) Dem Institut für den Wissenschaftlichen Film (Göttingen) danke ich für Aufnahmen nach einem neuen Synchronblitz-Verfahren (24 Bilder/Sek., Kamera senkrecht von oben).

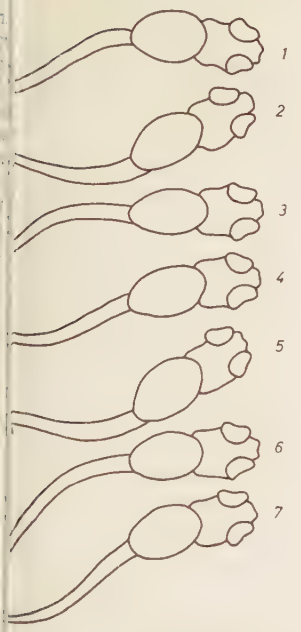

Abb. 11: Schlängelbewegung einer an einem Sekretfaden angehefteten Larve von *tholloni*. Länge = 5 mm. Nach Filmaufnahmen

Abb. 12: Bewegungsbahnen von Jungfischen in Horizontalprojektion. a = *tholloni*, Endgröße (L = 5,5 mm); b = *nilotica*, Endgröße (L = 9,0 mm); c = *macrocephala*, Endgröße (L = 11,0 mm); d = *tholloni* in einem späteren Stadium, das dem Endgrößenstadium von *macrocephala* (L = 10,5 mm) entspricht. e = *nilotica* im *macrocephala*-Stadium (L = 10,5 mm). 2 Min. lange Registrierung

eine extreme Lage der Körpermitte nach der einen Seite, während Schwanz- und Kopfspitze maximal nach der Gegenseite ausschlagen. Die Bewegung setzt sich so fort, daß der Wellenberg weiter nach caudal wandert, während der Kopf nach der Gegenseite ausschlägt. Das entsprechende Bild wurde in der vorliegenden Serie nicht getroffen, es wäre ähnlich dem Teilbild 4. In dem vorhergehenden Bild 3 steht der Kopf kurz vor dem Ausschlag nach links, während der Schwanz noch nach rechts gekrümmt ist. So wandert der Wellenberg weiter schwanzwärts. Die freie Beweglichkeit des Kopfes kann durch die Anheftung mehr oder weniger stark behindert sein. Die Schlagfrequenz hängt u. a. ab von der Temperatur, dem Sauerstoffgehalt und der Altersphase. Bei 27° C und mittlerem Alter ist mit 8 Schwingungen/Sek. zu rechnen.

2. Stadium des Ausschwärmens, Länge 5,5—6,5 mm. Mit dem Übergang zum freien Umherschwimmen schwingt nur noch der hintere Körperabschnitt ebenso anhaltend wie zuvor — während Kopf- und Rumpfpartie geradeaus gerichtet bleiben. Mit fortschreitendem Alter kommen zu dieser Dauerbewegung kurze Folgen von kräftigeren Schwanzschlägen, die das Tier stoßweise schneller vorwärts treiben.

3. Spätere Stadien, z. B. bei Länge 11—12 mm. Die auch noch im zweiten Stadium anhaltenden Schwänzelbewegungen treten im Laufe der Entwicklung mehr und mehr zurück. An ihrer Stelle beobachtet man schließ-

lich nur noch jene kurzen Schläge der Schwanzflosse, ähnlich wie beim erwachsenen Tier. Abwechselnde Brustflossenschläge, schon im zweiten Stadium deutlich, sind auch jetzt noch vorhanden. Aus verschiedenen Beobachtungen (auch Amputationen) geht hervor, daß sie nicht dem Antrieb, sondern im wesentlichen der Stabilisierung und Steuerung dienen.

Nilotica (Endgröße 8,5—9,5 mm) und *macrocephala* (Endgröße 11 bis 12 mm): Die frühen Entwicklungsstadien schwänzeln nicht. Man beobachtet nur gelegentliche, aber keineswegs rhythmisierte, spontane Kontraktionen der Stammuskulatur. Die weitere Entwicklung der Bewegungen verläuft wie bei *tholloni*. Wenn Jungfische von *nilotica* umherzuschwimmen beginnen, setzen sie mit einem Bewegungstyp ein wie *tholloni* im fortgeschrittenen Stadium zwei. *Macrocephala*, soweit sie aus großen Eiern geschlüpft sind, beginnen gleich auf Stadium drei.

Die Bewegungsbahnen. Aus den soeben beschriebenen unterschiedlichen Antriebsformen ergeben sich Bewegungsbahnen wie in Abb. 12. Der Dauerantrieb von *tholloni* im Stadium I führt zu nahezu ungerichteten, höchst verschlungenen Kurven und geringer Ortsveränderung (a). Die im Stadium II hinzukommenden Bewegungsstöße bedingen scharfe Richtungsänderungen und längere gerade Strecken (b, *nilotica*), und ebenso noch mehr im Stadium III (c, *macrocephala;* d, *tholloni;* e, *nilotica*). Die Bewegungsbilder der 3 Arten entsprechen sich durchaus, wenn man gleiche Größenstadien vergleicht.

Es handelt sich hier um den Ausdruck der spontanen Bewegungstendenzen, d. h. um die Bewegung bei Ausschluß optischer Orientierungsmöglichkeit:

Die Jungtiere schwammen einzeln in einer gleichmäßig ausgeleuchteten Schale von 28 cm ⌀ und einem Wasserstand von 2,5 cm; sie stand in einem geschlossenen, innen geschwärzten Kasten. Durch den Glasboden der Schale wurden die Bewegungsbahnen über ein Spiegel- und Linsensystem auf Transparentpapier projiziert, auf dem ich sie mit einer Tuschefeder nachzog, nachdem 2 Min. Eingewöhnungszeit vergangen waren.

V. Die Funktion der Augen

Bezogen auf die Körperlänge ist der Augenabstand bei *tholloni* am kleinsten, dann folgen *macrocephala* und *nilotica*. Schon vom ersten Stadium an gilt also PETERS' (1961) Feststellung, daß der Augenabstand bei Maulbrütern größer ist als bei Substratbrütern. Ferner schließen die Augenachsen bei *tholloni* einen spitzeren Winkel ein (Abb. 13).

Abb. 13: Augenstellung und -größe bei *nilotica* (oben) und *tholloni* (unten). Links maximale Konvergenz, rechts Normalstellung. Jeweils im Stadium der Endgröße und im gleichen Maßstab

Die möglichen Konvergenzwinkel beim Beuteschnappen der Jungfische wurden Filmaufnahmen (Technik s. o.) entnommen, die sich an die Methodik von BRAUM (1962) bei der Analyse der Nahrungsaufnahme von Hecht- und Blaufelchenlarven anschlossen.

Die Tiere befanden sich in einer Petrischale von 3 cm ⌀ und einem Wasserstand von der doppelten bis dreifachen Höhe der Tiere. Als Futter dienten etwa 0,4 mm lange und 0,2 mm breite *Artemia*-Nauplien.

Das Fischchen stellt seine Körpermediane auf die Beute ein und nähert sich, immer langsamer werdend, bis auf Schnappabstand. Dann schießt es mit angelegten Brustflossen vor, öffnet kurz vor dem Nauplius das Maul und saugt ihn ein. Der Schnappabstand beträgt bei 9 mm langen *nilotica* 0,5—1,1, im Durchschnitt 0,74 mm (10 ausgemssene Szenen), bei Tieren von 11 mm Länge 0,8—1,1, im Mittel 0,87 mm (6 Szenen). Daraus kann man, je nach Stellung des Nauplius, einen Sehwinkel von 13—26° errechnen.

Bei der Annäherung konvergieren die Augen. Unter Konvergenzwinkel wird der auf die Horizontale projizierte Winkel zwischen den Augachsen verstanden. Die Augen sind übrigens leicht schräg nach oben gestellt, bei *tholloni* etwas mehr als bei *macrocephala* und *nilotica*. Die zunehmende Konvergenz konnte bei *tholloni* (Länge 6,5 mm) über 22 Bilder verfolgt werden (Tab. 3).

Abb. 14: Drei Stadien einer Wendebewegung mit reflektorischer Augendrehung bei *nilotica* (L = 9,5 mm). Nach Filmbildern

Tab. 3. tholloni, zunehmendes Konvergieren bei Annäherung an die Beute

Bildnummer	Abstand vom Objekt in mm	Konvergenzwinkel
1— 8	3,2—2,3	119°
9—15	2,2—1,3	115°
16—22	1,2—0,5	111°

Bei *tholloni* betrug der kleinste beim Fixieren beobachtete Konvergenzwinkel 100°. In der Normalstellung (Tier in Ruhe, kein Objekt fixiert) ist er durchschnittlich 127°. Die maximale, bei *nilotica* beobachtete Konvergenz ergab einen Winkel von 111°; Normalstellung: 145° (siehe Abb. 13). Die Werte von *nilotica* und *macrocephala* sind praktisch gleich. In drei Fällen konnte bei *nilotica* eine angenähert symmetrische starke Auslenkung der Augäpfel nach hinten beobachtet werden. Die Divergenz betrug 167°. Eine starke unsymmetrische Auslenkung der Augen kann man bei einer Wendebewegung beobachten. Abb. 14 stellt 3 Stadien einer Linksdrehung von *nilotica* (Länge 8,5— 9 mm) dar. Zunächst dreht sich das Auge der abgewendeten Seite nach innen, das der Innenseite nach außen. Während sich der Körper noch stärker einkrümmt, stellen sich die Augen wieder symmetrisch in die neue Richtung ein.

ANALYSE DES SCHWARMVERHALTENS

I. Die Zweiergruppe

Die besprochenen Entwicklungs- und Artunterschiede in Bau und Verhalten zu Beginn der Schwarmbildung sind eine erste Voraussetzung für dessen weitere Analyse.

Angesichts der Unzahl der im Großschwarm zu berücksichtigenden Faktoren schlug schon Parr (1927) vor, zuerst das Verhalten von nur zwei Tieren zueinander zu untersuchen, wobei er Annäherung (*approach*) und Einstellung (*adjustment*) des einen Fisches zum anderen unterscheidet. Mit Einstellung meint er Parallelstellen; sie wirke dem Annähern entgegen und so bilde sich ein Gleichgewicht zwischen Annäherung und Einstellung aus. Breder (1954) spricht von Anziehung (*attraction*) und Abstoßung (*repulsion*) und gibt eine theoretisch abgeleitete mathematische Formel des Schwarmzusammenhaltes, in die die Größen Anziehung, Abstoßung und Abstand eingehen.

Ich beschränke mich zunächst auf die einfachste Konfiguration, die Zweiergruppe, unter zwei Gesichtspunkten: dem Nachfolgeverhalten und dem Abstandhalten.

Der Gewöhnungseffekt. Bei einem Schwarm oder einer Zweiergruppe lockert sich nach einiger Zeit der Zusammenhalt; die Abstände werden größer; schließlich ist keine Gruppierung mehr bemerkbar. Die beiden Tiere der Zweiergruppe bleiben nur für wenige Sek. beieinander.

FEUCHTER (1951) sah im Aquarium Entsprechendes bei jungen Stichlingen, während im Freiland eine dauernde Schwarmbildung bestand. Vielleich bedingt die relative Reizarmut im Aquarium den Unterschied. Tatsächlich lassen sich die im Aquarium verstreuten *Tilapia*-Jungfische z. B. durch Hinzusetzen eines größeren Fisches oder durch Abkühlung des Wassers wieder zur Schwarmbildung bewegen. Solche Versuche wurden von KEENLEYSIDE (1955), PARR (1927), SPOONER (1931) und STEINMANN (1951) mitgeteilt.

Um den Gewöhnungseffekt an Zweiergruppen quantitativ zu erfassen, wurde folgende Untersuchungsmethode angewandt.

Ich setzte je 2 einzeln aufgezogene Fische in ein 100 × 39 × 26 cm großes leeres Bekken mit 20 cm hohem Wasserstand; 10 cm über dem Wasserspiegel hingen in 20 cm Abstand drei 100 Watt-Lampen; 5 Min. vorher durften die Tiere in 0,5 l Wasser einander begegnen, da Kaspar Hauser bei erstmaliger Begegnung meist schreckhaft auseinanderfahren. Im großen Behälter registrierte ich 30 Min. lang durch Tastendruck auf einem Kymographen Zahl und Dauer des Zusammen- bzw. Getrenntseins.

Der Zusammenhalt einer Zweiergruppe war stets eindeutig festzustellen: Einer folgt dem anderen nach; im Führen und Folgen wechseln sie sich regelmäßig ab. Reißt die Verbindung ab, ist das sofort zu bemerken; denn alsbald verfolgt jedes Tier seinen eigenen Kurs. Stellt sich wiederum ein Zusammenhalt ein, so sind die Bewegungen der Tiere sogleich wieder unverkennbar aufeinander bezogen (Abb. 15/I und II). Die erste Zweiergruppe bestand aus zwei *macrocephala*, die andere aus einem *macrocephala* und einem ebenso lan-

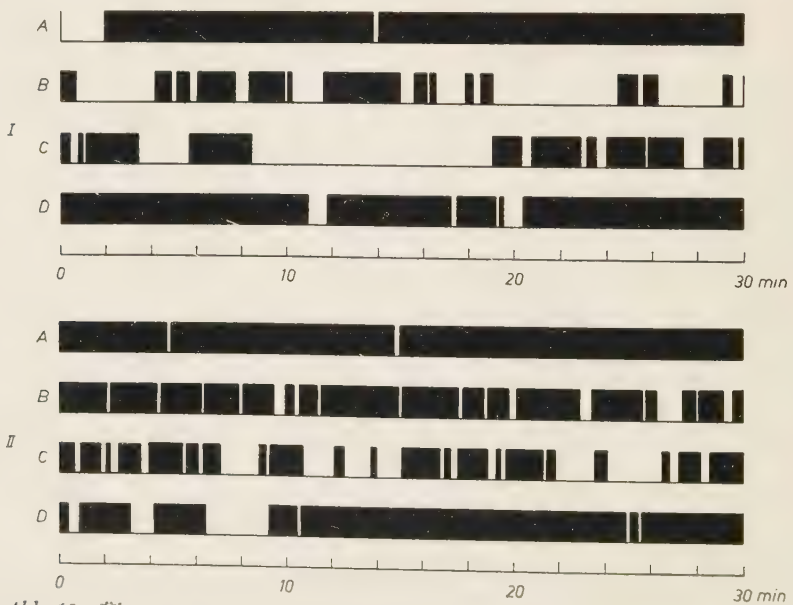

Abb. 15: Übertragene Kymogramme von Zweiergruppen. Schwarz = Tiere zusammen; weiß = Tiere einzeln. I = zwei *macrocephala* (L = 12—15 mm). A—C Tiere ständig im Becken. Registrierung in Abständen von einem Tag. Zwischen C und D einen Tag isoliert gehalten. II = gemischte Zweiergruppe aus *macrocephala* und *tholloni* (L = 12—15 mm). Tiere ständig im Becken; Registrierung in Abständen von einem Tag. Zwischen C und D vier Tage isoliert

gen *tholloni*-Jungfisch: Je länger sie im Becken verbleiben, um so lockerer wird die Bindung. Ein Tag Trennung macht sie so bindungsbereit wie zuvor.

Weiterhin teilte ich das Versuchsbecken durch eine Mattscheibe in zwei genau gleiche Hälften. Die Zweiergruppe befand sich in einer derselben. Nachdem „Gewöhnung" eingetreten war, wurde ein Partner in die andere Abteilung umgesetzt, und zu jedem „Gewöhnten" kam ein Neuling frisch aus der Isolierung. Auf diese Weise konnte das Verhalten Gewöhnter und Ungewöhnter verglichen werden. Zur Unterscheidung war jeweils ein Tier wie folgt markiert worden. Durch Einstich eines sehr feinen Augenmessers unterhalb der Schwanzwirbelsäule wurde der Grenzstrang des Sympathicus durchtrennt (v. Frisch 1912), worauf sich der Schwanzabschnitt dunkel färbte. Die in Narkose und unter mikroskopischer Kontrolle so behandelten Tiere zeigten normale Schwanz- und Schwimmbewegungen. Durch Tastendruck wurde kymographisch registriert, wie lange jeder in einer Zweiergruppe führte.

Im ersten Versuch führte der Markierte 53% der 10 Beobachtungsminuten, der Unmarkierte 47%. Nach drei Tagen ununterbrochenen Beisammenseins war die Bindung nur noch ganz locker. Jetzt wurden die Fische — wie oben beschrieben — getrennt und das markierte Tier mit einem unmarkierten, bis dahin isoliert gehaltenen zusammengesetzt, im Parallelversuch das unmarkierte mit einem markierten, isoliert gehaltenen Tier. In jeder der zwei neuen Zweiergruppen waren nun ein gewöhntes und ein frisch aus der Isolierung kommendes ungewöhntes beisammen. In beiden Gruppen war der Neuling deutlich stärker an den Partner gebunden als umgekehrt: Der neu hinzugesetzte Fisch folgte meist und der gewöhnte führte.

Bei der Zweiergruppe aus einem markierten Neuling und einem unmarkierten Gewöhnten verhielten sich die Führungszeiten wie 22 : 78, bei dem unmarkierten Neuling und dem markierten Gewöhnten wie 16 : 84. Eine Ansteckung der gewöhnten Tiere durch die bessere Reaktion der ungewöhnten war nicht zu beobachten.

Vergleichende Beobachtungen an einer Vierergruppe (Abb. 16) zeigten im Wesentlichen dasselbe wie Abb. 15 für die Zweiergruppe: Zunehmende Zerstreuung und, nach zeitweiliger Isolierung, Erneuerung der Anschlußbereitschaft.

Zweiergruppe und Entwicklung. Mit Rücksicht auf den Gewöhnungseffekt wurden für die folgenden Versuche nur Tiere verwendet, die unmittelbar aus der Zuchtschale kamen, in der sie einzeln aufgezogen worden waren. Außer dem oben erwähnten „Schreckverhalten" bei der ersten Begegnung konnten keine Störungen beobachtet werden, in der Art, wie es Breder (1951) für *Jenkinsia* beschreibt, wo sich isoliert gehaltene Tiere nur zögernd einer Gruppe anschlossen.

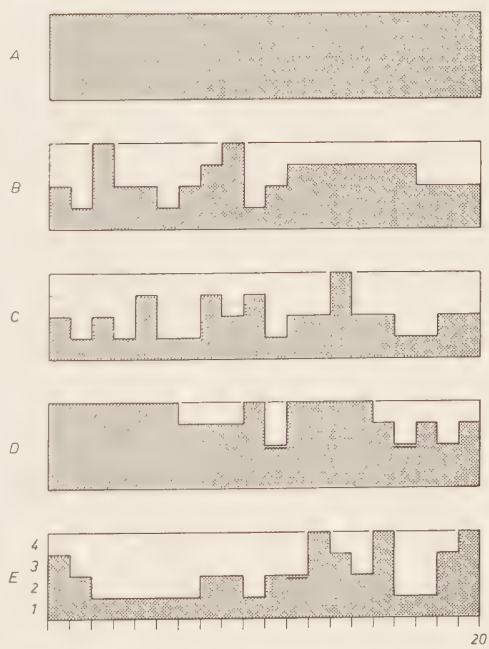

Abb. 16: Vierergruppe aus *macrocephala*. A—C zunehmende Zerstreuung, in Abständen von einem Tag registriert
Höhe 1 = Tiere einzeln; 2 = eine Zweiergruppe; 2 mit waagerechtem Strich = zwei Zweiergruppen; 3 = Dreiergruppe; 4 = Vierergruppe. Zwischen C und D vier Tage isoliert. D—E erneute Zerstreuung. L = 10—13 mm

Wie schon gesagt, lassen sich bei *tholloni* im Stadium des Ausschwärmens keine Zweiergruppen bilden, wohl aber später. Es war wünschenswert, quantitativ zu untersuchen, in welcher Phase der Entwicklung bei den einzelnen Arten die Bildung einer Zweiergruppe beginnt und wie stabil sie ist.

Aus zahlreichen einzeln gehaltenen Jungtieren wurden in bestimmten Zeitabständen Zweiergruppen gebildet und die Zusammenhalte und Trennungen kymographisch festgehalten. Am Schluß wurden die entsprechenden Strecken auf dem Kymogramm summiert und in Prozenten der ganzen Versuchszeit von 30 Min. ausgedrückt. Die Prozentzahlen wurden auf die Körperlänge der Tiere bezogen. Die Versuche wurden mit allen drei Arten angestellt und jeweils im Stadium der Endgröße begonnen. Jedes Paar kam nur einmal in den Versuch und schied dann aus.

Es zeigte sich, daß bei *tholloni* bis zu einer Länge von 8 mm die Bindung nahezu fehlt (Abb. 17). Meist verfolgen die Tiere ihren eigenen Kurs, und wenn sie sich zufällig treffen, verlieren sie sich nach wenigen Sekunden wieder. Erst von mindestens 8 mm Länge an wird eine Zweiergruppe beständiger. *Nilotica* und *macrocephala* zeigen im Stadium der Endgröße schon eine relativ gute Bindung, etwas besser als ebenso große *tholloni*. Bei einer Länge von etwa 11 mm ist die Bindungsbereitschaft praktisch bei allen gleich. Es lassen sich gemischte Zweiergruppen aus verschiedenen Arten zusammensetzen, die im Verhalten nicht von artgleichen Gruppen zu unterscheiden sind (Abb. 15/II).

Da, wie oben gezeigt, bei Geschwistern von *tholloni* die Größe außerordentlich streut, tauchte die Frage auf, wie sich Zweiergruppen aus älteren, besonders klein gebliebenen Tieren im Vergleich zu gleich großen, aber jüngeren, verhalten. Nach dem Durchschnitt von vier Paaren im Alter von 20 Tagen und einer Totallänge von 7 mm bestand eine Zweiergruppe während 17 % der Gesamtzeit. Aus dem in Abb. 17 dargestellten Normalfall für *tholloni*

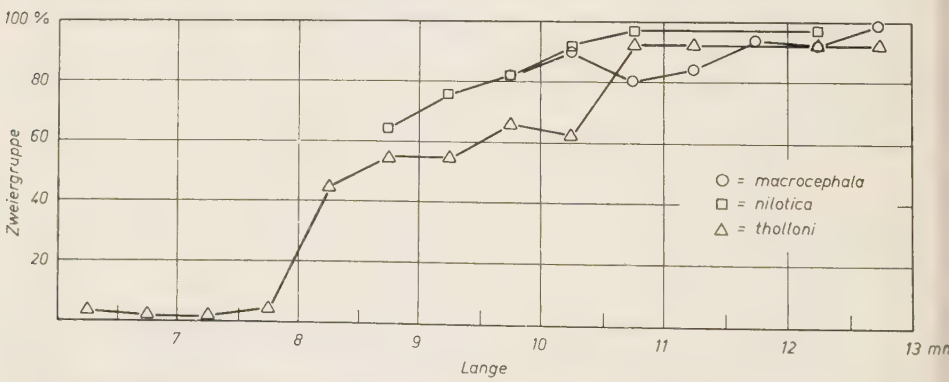

Abb. 17: Zunahme des Bindungsgrades in der Zweiergruppe mit dem Wachstum der Tiere. Senkrecht: Gesamtdauer des Bestehens einer Zweiergruppe in Prozent der Versuchsdauer von 30 Min.

ist bei 7 mm langen etwa 10 Tage alten Fischchen ein Wert von nur 3 % zu entnehmen; d. h. gleichgroße, aber verschieden alte Tiere reagieren etwas verschieden. Es darf daraus vielleicht geschlossen werden, daß zwar in der Hauptsache der Differenzierungsgrad die Verhaltensnorm bestimmt, daß aber beim Älterwerden mit geringem Wachstum doch das Verhalten reift.

Auch qualitativ entwickelt sich das Verhalten weiter. Im Endgrößenstadium stellen zwei einander begegnende *tholloni*, die sich nach wenigen Sekunden stets wieder trennen, sich nicht parallel, wohl aber in Ansätzen bei *nilotica* und vollständig bei *macrocephala*.

Eine erstaunliche Übereinstimmung in der Entwicklung der Ausrichtung auf den Partner wurde von SHAW (1960) bei *Menidia* an kleinen Gruppen, auch Zweiergruppen, beobachtet. 5—7 mm lange Jungfische stellten sich noch nicht parallel, 9 mm lange begannen damit, und 10—11 mm lange taten es deutlich.

II. Die Abstände in der Zweiergruppe

Auch die Abstände, in denen einer dem anderen folgt, zeigen eine Regelmäßigkeit.

Einzelne Tiere verfolgen zunächst ihren eigenen Kurs. Kommen sie sich zufällig näher, so wird in einer bestimmten Entfernung (Höchstabstand) die Anziehung wirksam. Sie schwimmen gerichtet aufeinander zu, oder eines bleibt und das andere nähert sich ihm, jedoch nur bis zu einem bestimmten Mindestabstand. In der untersuchten Entwicklungsphase verlaufen die Bewegungen stoßweise (vergl. oben), d. h. zwischen kürzere oder längere Strecken werden kurze Pausen eingelegt. Der eine Partner schießt ein Stück vor, der andere stößt nach. Nicht immer muß der Nachfolgende dem Vorauseilenden bis zum Mindestabstand aufrücken, doch ist er deutlich bevorzugt.

In 55° Höhe über einer Schale mit Planglasboden von 28 cm ⌀ und nur 2,5 cm Wasserstand hingen in 36,5 cm Abstand von der Schalenmitte zwei 100 Watt-Lampen. Hier bildeten sich noch Zweiergruppen, wenn auch weniger stabile als im Aquarium. Die Doppelbeleuchtung erzeugte von jedem Fisch 2 Schatten, deren gegenseitige Abstände auf dem Millimeterpapier unter der Schale gemessen werden konnten. Lagen die Doppelschatten jedes Tieres gleich weit auseinander, dann befanden sich die Tiere in einer Ebene. Eine Kamera senkrecht über der Schale machte Einzelbilder, wenn die Tiere ungefähr gleich hoch, kurze Zeit ruhig und höchstens 2 cm von einander entfernt standen. Stellungen in der Nähe des Randes der Schale wurden nicht berücksichtigt, da in diesem Fall Störungen auftraten. Zur Auswertung wurden Positive in natürlicher Größe hergestellt. Auf den Bildern mit Tieren in einer Ebene wurde die Entfernung Kopfmitte-Kopfmitte gemessen. Individuelle Blickrichtungen und die Orientierung des Körpers wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt. Eine Serie bestand aus 80—90 Einzelwerten von 5—10 Zweiergruppen. Die Variationskurven wurden nach der von GEBELEIN-HEITE (1951) angegebenen Methode mit gleitenden Klassen gezeichnet. Die statistischen Maßzahlen wurden nach SCHILDER (1951) berechnet.

Ergebnisse

a) Die Frage der Artspezifität (gleich große Tiere der verschiedenen Arten).

Die ermittelten Abstände wurden in Form einer Variationskurve dargestellt (Abb. 18). Die Häufigkeitsverteilung gipfelt deutlich im engeren Bereich des Mindestabstandes. Bei gleich großen Tieren der drei Arten mit einer durchschnittlichen Länge von 11,2 mm ergeben die Häufigkeitsmaxima Mindestabstände von 13,2—15,0 mm. Die Kurven von *nilotica* und *macrocephala* decken sich nahezu; der Unterschied zu *tholloni* ist größer aber nicht signifikant (Tab. 4).

Tab. 4. Mittlere Mindestabstände (a) in Zweiergruppen der drei Arten

	Tierlänge mm	Anzahl	a mm	mittlerer Fehler mm
tholloni	11,2	86	14,4	± 0,3
nilotica	11,3	81	13,8	± 0,4
macrocephala	11,1	85	13,2	± 0,4

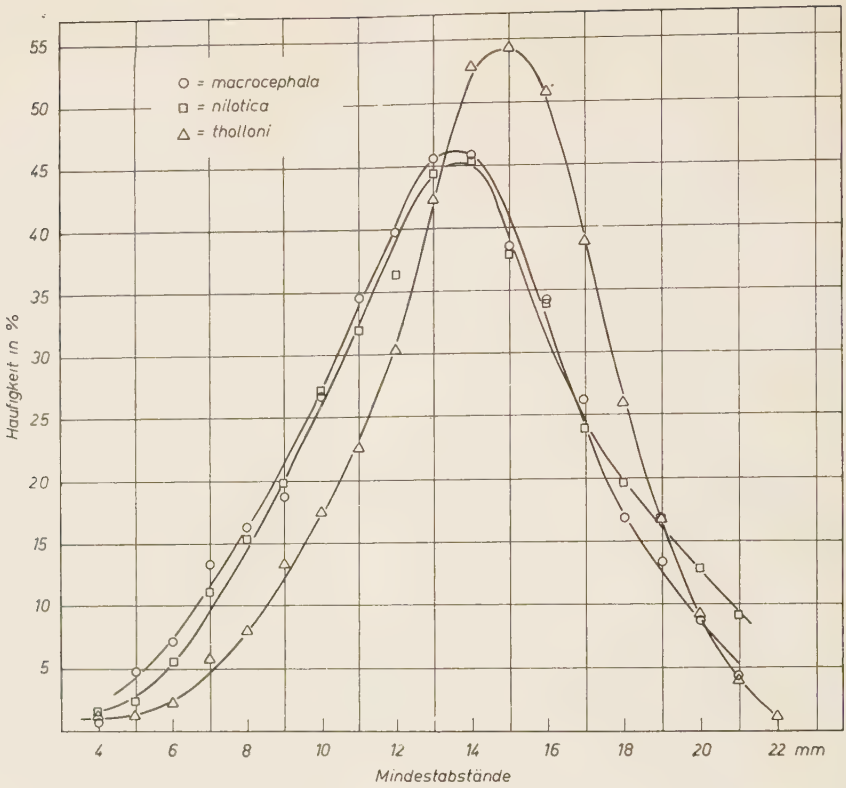

Abb. 18: Häufigkeitsverteilung der Mindestabstände in Zweiergruppen dreier Arten gleicher Länge

b) Die Abhängigkeit von der Entwicklungsphase (verschieden große Tiere).

Bekanntlich werden im Schwarm die Abstände von einem Fisch zum anderen, je mehr die Tiere wachsen, immer größer (FEUCHTER 1951 bei Stichlingen, SHAW 1961 bei *Menidia*). Für Schwärme von jungen Tilapien gilt dasselbe.

Bei verschieden alten *macrocephala*-Paaren maß ich die Abstände nach dem obigen Verfahren. Die kleinsten Paare hatten eine Endgröße von 7,7 mm, entstammten also extrem kleinen Eiern. Die größten maßen 11,1 mm. Entsprechend ihrer Kleinheit hielten Zweiergruppen aus 7,7 mm langen Tieren weniger lange als bei größeren (Die Zahlen waren zu klein, um in Abb. 17 aufgenommen zu werden). Es ergab sich eine Zunahme der Mindestabstände mit dem Wachstum (Abb. 19, Abb. 20 und Tab. 5).

Tab. 5. Mittlere Mindestabstände (a) in Zweiergruppen von *macrocephala* verschiedener Länge

Tierlänge mm	Anzahl	a mm	mittlerer Fehler mm
7,7	90	9,2	± 0,3
9,3	85	10,8	± 0,3
10,6	80	12,1	± 0,4
11,1	85	13,2	± 0,4

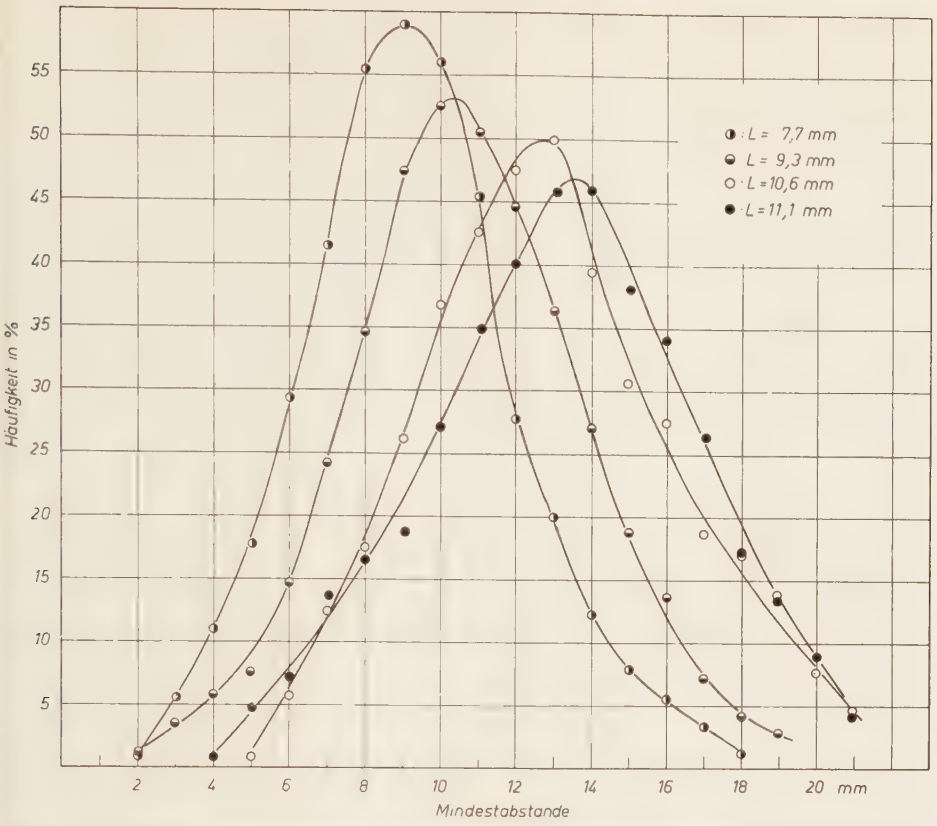

Abb. 19: Häufigkeitsverteilung der Mindestabstände in Zweiergruppen aus *macrocephala* verschiedener Länge

III. Die Abstände im Schwarm

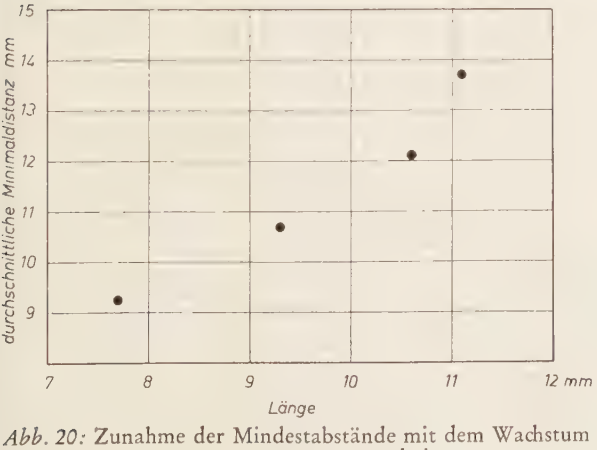

Abb. 20: Zunahme der Mindestabstände mit dem Wachstum der Tiere. Zweiergruppen aus *macrocephala*

Auch in größeren Schwärmen ließen sich die Mindestabstände bestimmen, wenn man die dritte Dimension verengte und noch eine zusätzliche Berechnung anstellte:

20 einzeln aufgewachsene, durchschnittlich 10,5 mm lange *nilotica* in 2,5 cm hohem Wasser in der Versuchsschale wurden alle 2 Min., insgesamt achtmal in natürlicher Größe und, um den Stand des Schwarmes festzuhalten, in kleinem Maßstab photographiert. Die Beziehung zwischen dem Abstand der beiden Schatten eines Tieres zu seiner Höhe über dem Millimeterpapier unter dem Glasboden wurde wie folgt festgestellt: Ich maß den Schattenabstand s (Abb. 21) eines auf dem Wasser schwimmenden Holzkügelchens von 2 mm ϕ und einer ebenso kleinen Metallkugel auf dem Schalenboden. Die graphisch angenähert als Gerade

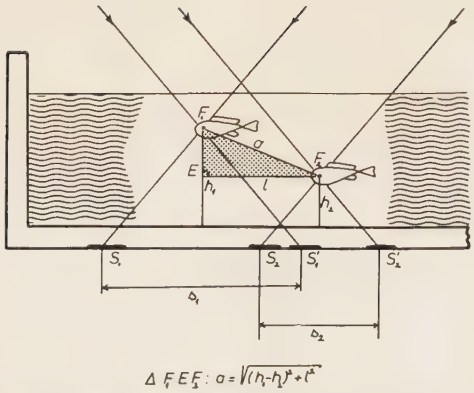

Abb. 21: Skizze zur Bestimmung der realen Abstände im Schwarm. F Fisch, S Schatten, h Höhe, l scheinbarer, a wirklicher Abstand, s Schattenabstand

dargestellte Beziehung von s zur Höhe (h) wurde an drei Orten, für die Schalenmitte, den Rand und einen Punkt dazwischen gezeichnet und bei der Auswertung entsprechend verwendet. Der wahre Abstand a zweier Fische F_1 und F_2 ist dann nach dem Satz des Pythagoras zu berechnen: $\sqrt{(h_1 - h_2)^2 + l^2}$.

Die kleinsten Abstände von Tier zu Tier wurden bestimmt und als Häufigkeitsverteilung dargestellt (Abb. 22). Der Gipfel liegt bei 14 mm, also etwas höher als bei einer Zweiergruppe gleich großer Tiere. In einer Vergleichsserie bei völliger Dunkelheit (alle 5 Min. eine Blitzlichtaufnahme) lagen alle Tiere stets auf dem Bo-

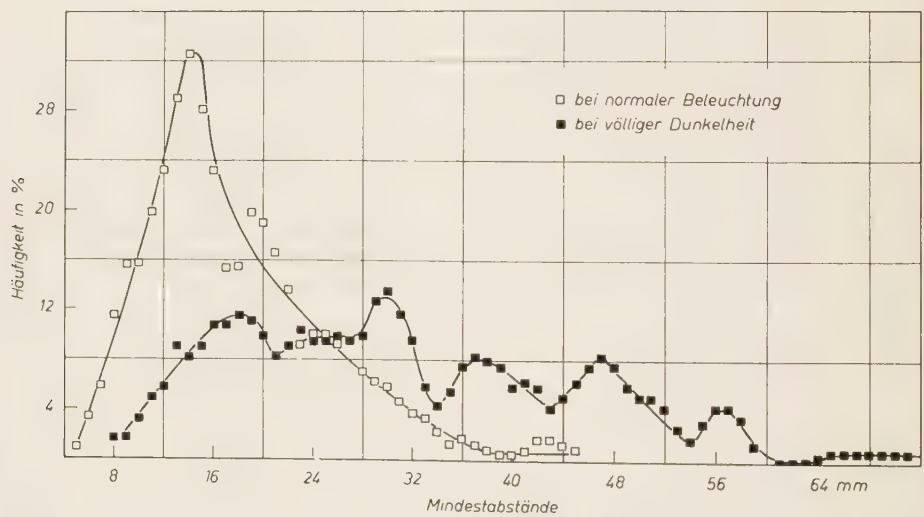

Abb. 22: Verteilung der Mindestabstände vom nächsten Schwarmnachbarn bei *nilotica*

den, so daß die Abstände unmittelbar abgelesen werden konnten. Bei Dunkelheit wird kein bestimmter Abstand bevorzugt.

Oberhalb welcher Beleuchtung sich Schwärme bilden (vergl. SHAW 1961 bei *Menidia*) und wie die Abstände weiterhin von der Lichtmenge abhängen, wurde nicht untersucht. Bei KEENLEYSIDE (1955) finden sich viele Angaben darüber, daß Fischschwärme sich bei Dunkelheit oder Blendung zerstreuen.

IV. Attrappenversuche

1. Allgemeine Reaktionen

Attrappenversuche zur Analyse der optischen Bindung zwischen Jungfischen und Eltern machten erstmals PETERS (1937) am Kleinen Maulbrüter *Haplochromis multicolor* sowie NOBLE und CURTIS (1939), ferner BAERENDS

und Baerends-van Roon (1950) an weiteren Cichliden[7]); letztere verwandten Schwarmattrappen aus Wachskugeln. Jungfisch-Schwärme von *Hemichromis* und *Cichlasoma* folgten solchen durch das Becken bewegten Attrappen, ohne bestimmte Farben zu bevorzugen.

Ich benutzte dreierlei Attrappen: A_1 war eine etwa 5 cm hohe zylindrische Drahtspirale von 5 cm ⌀ mit 10 in gleichen Abständen aufgefädelten Plastilinkugeln von 5 mm ⌀, A_2 ein kugeliger Drahtknäuel von etwa 10 cm ⌀ mit 15 Kugeln. Die dritte Attrappe stellte zwei ähnliche kugelige (7 cm ⌀) Teilschwärme aus je 20 vier mm großen Bleikugeln in 10 cm Abstand dar; Die Kugeln des einen(Ag 3) waren gelb, die des anderen (As 3) schwarz; beide hingen an einem Bügel.

Wurden solche Attrappen vor einem Schwarm hin und her bewegt, so folgte meist ein Teil der Tiere und ließ sich beliebig führen. Häufig fixierten einzelne Tiere eine bestimmte Kugel und folgten ihr. Einzelne schwammen auch in den Kugelhaufen hinein.

In Vorversuchen mit Attrappen aus gelben, roten, blauen und schwarzen Plastilinkugeln wurde gelb bevorzugt, besonders deutlich in der Doppelattrappe mit schwarz im Gegenschwarm. Wenn der Schwarm der Attrappe folgt, kann man nicht ohne weiteres sagen, welches bestimmte Tier der Attrappe folgt, und welches einfach im Schwarm „mitläuft". Da jedoch einzelne Tiere sich offensichtlich an eine bestimmte Kugel der Schwarmattrappe halten, gibt es zumindestens zeitweise Bindungen an eine solche Komponente und die Attrappe ist hier nicht als Ganzes wirksam. Es kam also darauf an, Reaktionen auf Einzelkugeln und solche auf Schwarmattrappen miteinander zu vergleichen.

Von 11—13 mm langen, teils einzeln gehaltenen, teils gemeinsam aufgewachsenen *macrocephala* wurden jeweils einem einzigen Tier in einem 200 × 40 × 25 cm großen Becken 3 Min. nach dem Einsetzen verschiedene Attrappen je 3 Min. lang mit Zwischenpausen von 1 Min. geboten. 0 bedeutete: keine Reaktion, 1: zögerndes, 2: Folgen über längere Strecken, 3: vorzügliches Folgen, auch bei geänderter Bewegungsrichtung der Attrappe, nämlich A 2 mit gelben oder mit schwarzen Kugeln oder einer gelben Einzelkugel von 4 mm ⌀ am Perlonfaden[8]).

Diese Einzeltiere reagierten oft sehr schwach, manchmal gar nicht. Nur die gelbe Schwarmattrappe löste gelegentlich Reaktionen der Note 3 aus. Dann folgten die Einzelkugel und die schwarze Schwarmattrappe (A 2) mit höchsten Einzelwerten zwei. Bei einer zweiten Darbietung derselben Attrappe erzielte sie oft nicht mehr denselben Wert. Die Durchschnittswerte liegen, da zum Teil gar keine Reaktion erfolgte, relativ niedrig, doch lassen sie einen Vergleich zu. Die vorher in Gruppen gehaltenen Tiere reagierten deutlich besser als die einzeln Aufgezogenen (Tab. 6).

Tab. 6. Reaktion auf Attrappen. n = Anzahl der Versuchsserien

Attrappe	isoliert		nicht isoliert	
	Reaktion	n	Reaktion	n
A 2, gelb	0,4	20	1,3	23
A 2, schwarz	0,1	20	0,5	24
Einzelkugel, gelb	0,3	15	0,6	20

Diese Reaktionen auf die Attrappenkügelchen weichen in folgenden Punkten vom Verhalten gegenüber natürlichen Schwarmgenossen ab: In der Zweiergruppe folgt der Hintere dem Vorderen meist etwas seitlich von ihm, oder etwas über oder unter ihm. Dagegen stellt sich das Vt symmetrisch auf das Kügelchen ein, dem es folgt. Ferner wechseln in der Zweiergruppe Führer und Geführter die Rollen. Die Kugel so zu bewegen, daß sie führte, gelang nach einiger Übung, nicht aber so, daß der Fisch sich vor sie setzte, um sie

[7]) siehe auch Kuenzer (1962) und Kühme (1962).

[8]) Eine Angleichung der Einzelattrappen an die Fischform erschien nach Vorversuchen belanglos, so daß diese Möglichkeit nicht weiter verfolgt wurde.

zu führen. Ein dritter Unterschied liegt darin, daß die Tiere im Schwarm sich mit stets wechselnder Geschwindigkeit stoßweise fortbewegen. Auch das mit den Kugeln nachzuahmen ist mir nicht gelungen.

2. Abstände von bewegten Kugeln

In diesen Versuchen hatten Schwarmattrappen schon aus größerer Entfernung Nachfolgereaktionen ausgelöst als eine Kugel. Eine Einzelkugel von 7 mm ⌀ zog den Fisch aus größerem Höchstabstand an, als die Kugel von 4 mm ⌀. Diese Beziehung zwischen Wirkungsabstand und Größe der Kugel wurde wie folgt weiter untersucht:

21 gemeinsam aufgewachsenen 10—11 mm langen *macrocephala* näherte ich einzeln je 3 Min. lang je eine dunkelgelbe Kugel von 3,5 und 5,5 und 10,5 mm ⌀ vor der mit einem cm-Gradnetz versehenen Rückwand von vorn, zog sie fort und kam immer näher, bis das Vt folgte, und las den Höchstabstand ab. Während das Tier folgte, führte ich die Kugel immer langsamer, bis es sich näherte und den Mindestabstand einhielt, den ich durch Vergleich mit dem Kugel-⌀ abschätzte (Tab. 7).

Tab. 7. Höchstabstände und Mindestabstände von verschieden großen Kugeln. n = Anzahl der Versuchsserien

	Kugel-⌀ mm	n	Abstand mm	Sehwinkel°
Höchstabstand	3,5	10	119	1,7
	5,5	15	165	1,9
	10,5	2	205	2,9
Mindestabstand	3,5	10	7,8	25,3
	5,5	12	16,2	19,3
	10,5	3	38,6	15,5

Die Mindest- und Höchstabstände sind also dem Kugel-⌀ proportional. Die aus dem Kugel-⌀ und Abstand berechneten Sehwinkel stimmen beim Höchstabstand gut überein; beim Mindestabstand hat wohl der Schätzungsfehler störend mitgewirkt. Alle übrigen Werte sprechen sehr stark für Sehwinkelkonstanz, wie schon BAERENDS und BAERENDS-VAN ROON (1950) bei *Hemichromis-* und *Cichlasoma*-Jungfischen für Elternattrappen feststellten. Der Sehwinkel, den Junge untereinander einhalten, entspricht auch dem, den sie vor den Eltern bzw. Attrappen einnehmen. Die Autoren halten es jedoch für unwahrscheinlich, daß in beiden Fällen die gleiche Reaktion zugrunde liegt. Auch bei den Elternattrappen war es wie im vorliegenden Falle so, daß die Sehwinkelkonstanz nur innerhalb bestimmter Grenzen galt, also nicht für beliebig große Attrappen. Die Autoren meinen, daß die Jungen erst später von der Sehwinkelkonstanz unabhängiger werden.

3. Abstände von ruhenden Kugeln („Beutereaktion")

Als ich im 2 m langen Becken (S. 289) einem Schwarm von etwa 100 höchstens 12 mm langen *macrocephala* in der Auflösungsphase eine der oben verwendeten Kugeln bot, steuerten sie von allen Seiten radiär auf das unbewegte Sehding zu, hielten aber plötzlich in einem bestimmten Abstand inne und pendelten wie im Konflikt zwischen Anziehung und Abgestoßenwerden leicht vorwärts und wieder zurück. Bald aber kreisten sie die Kugel immer enger ein, stürzten sich endlich darauf und pickten dabei auf ihrer Oberfläche herum, aber nach reichlicher Fütterung blieb die Kugel unbeachtet. Wiederum waren die Abstände, in denen die Tiere vor den verschiedenen Kugeln haltmachten, deren Durchmesser proportional. Die von nur 1 mm ⌀ wurde jedesmal sofort

bis zur Berührung angeschwommen. Nach einigen Tagen wurden die Abstände nicht mehr streng eingehalten, die Hemmung ließ nach. Die Tatsache, daß die Reaktion so auffallend vom Hungerzustand abhängig ist, und die Art, wie die Tiere nach Durchbrechen der Abstandszone gegen die Kugel picken, läßt vermuten, daß dieses Verhalten eine Art Beutereaktion darstellt. Bringt man auf einer Kugel kleine Punkte an, so halten die Tiere nur ganz kurze Zeit Abstand; fast sofort stürzen sie sich darauf und schnappen nach den Punkten. Auch wenn man einen Klumpen geschabten Fleisches einwirft, verharren sie erst ein Weilchen im kennzeichnenden Abstand, ehe sie zu fressen anfangen.

77 im Mittel 12 mm lange *nilotica* wurden in 4,5 cm tiefem Wasser in einer Schale von 28 cm ⌀, unter deren Planglasboden ein Papier mit numerierten konzentrischen Kreisen lag, von schräg oben her beobachtet. 63 cm über der Schalenmitte brannte eine 10 Watt-Lampe. Hing man eine gelbe Kugel an der Angel mitten in die Schale, so stoben die zuvor regellos verteilten Fische auseinander und kamen dann wieder radiär herbei. Von den 10—20 Erstankömmlingen maß ich die Abstände, in denen sie vor der Kugel anhielten, ehe sie ganz herankamen oder abdrehten. Jede Kugelgröße wurde mehrmals nacheinander geboten (siehe Tab. 8).

Während Einzeltiere auf die bewegte Kugel von 10,5 mm ⌀ nur dreimal unsicher reagierten, waren hier auch größere Attrappen wirksam. Bei der relativ genauen Meßmethode kommt die Konstanz der Sehwinkel sehr deutlich zum Ausdruck. Obwohl manche Werte von Tab. 7 (S. ±) von den obigen zahlenmäßig nicht unerheblich abweichen, glaube ich doch, wenn man die Unterschiede in den Versuchsanordnungen mitbedenkt, tatsächliche Übereinstimmung annehmen zu dürfen.

Tab. 8. Durchschnittswerte aus je 22 Versuchen mit Kugeln von fünferlei Durchmessern (⌀ mm; A mm: durchschnittlicher Abstand von der Kugel in mm; Sehw.°: der Sehwinkel, unter dem die Kugel in diesem Abstand erscheint)

⌀ mm	A mm	Sehw.°
2,8	4,5	34,4
3,5	8,5	23,3
5,5	14,0	22,3
10,5	21,0	28,0
14,2	33,0	24,3

V. Optomotorik und Schwarm

Im Schwarm ist der Fisch von vielen sich teils in übereinstimmenden Richtungen bewegenden Sehdingen umgeben; das läßt an ein Mitsprechen von Optomotorik denken.

Ein 25 cm hoher Zylinder von 23 cm ⌀ mit gleichabständigen 1, 2 oder 4 cm breiten schwarzen Streifen wurde mit Hilfe eines stufenlos regulierbaren Motors um eine Glasschale von 20 cm ⌀ mit einem Einzeltier darin gedreht.

Alle drei Arten reagierten positiv, ja schon vor Erreichen der Schwimmfähigkeit, z. B. 5,5 mm lange *tholloni*, die anderen entsprechend später. Larven von *macrocephala* mit erst zur Hälfte umwachsenem Dottersack drehten sich am Boden rutschend mit. 1 cm breiten Streifen, die in der Sekunde einmal herumliefen, folgte *nilotica* 2 Std. lang ununterbrochen bis zur muskulären Erschöpfung; schließlich zuckte es nur noch auf der Stelle. Schwarze Punkte, die in Größe und Abstand den Verhältnissen im Schwarm nahekamen, waren gut wirksam, wenn sie die ganze Trommel bedeckten. Wurden sie nur auf einen Teil, etwa 1/8 des Trommelumfanges, beschränkt, so ließ die Wirkung nach. Das Tier bewegte sich ein Stück mit, wenn die Punkte nahe an ihm vorbeikamen.

ERÖRTERUNG

a) Zusammenhalten des Schwarms. Zwei Faktoren sprechen beim Schwarmverhalten von *Tilapia*-Jungfischen nachweislich mit: Die gegenseitige Anziehung zweier Partner und die Wirkungen, die vom ganzen

Schwarm auf dessen einzelnes Mitglied ausgehen. Der erste Faktor wurde in der Zweiergruppe untersucht, insbesondere im Hinblick auf das Nachfolgen und Abstandhalten. Bis zu einem gewissen Grade könnte man aus den über die Zweiergruppe bekannten Bedingungen einen Schwarm aufbauen; es fragt sich aber, wie stabil ein solcher Zusammenhalt wäre. Die Verbindung zwischen zwei Partnern kann leicht abreißen, einmal infolge des sogenannten Gewöhnungseffektes und zum anderen dadurch, daß die Bindungsbereitschaft ständig schwankt, woraus auch der häufige Wechsel zwischen Führung und Folge verständlich wird. Optomotorische Vorgänge spielen in kleinen Gruppen sicher keine nennenswerte Rolle, dagegen dürften sie in größeren Verbänden und bei rascher Fortbewegung den Zusammenhalt erheblich unterstützen. Wenn die Bindung eines Tieres an einen Nachbarn ausfällt, kann es trotzdem optomotorisch mitgeführt werden, vor allem, wenn es mitten inne schwimmt, also allseits von Schwarmgenossen umgeben ist. Umgekehrt kann sich die unmittelbare Zweierbindung eher am Rande von Schwärmen oder auch bei abgesprengten kleinen Gruppen durchsetzen, die dadurch wieder Anschluß an den Schwarm finden[9]).

Es hat sich gezeigt, daß der unmittelbare Kontakt erst relativ spät in der individuellen Entwicklung auftritt. Man kann daher annehmen, daß er in den stets nur kleinen Schwärmen der Maulbrüter (*nilotica, macrocephala*) eine größere Rolle als bei den Substratbrütern (*tholloni*) spielt. Die Jungen der letzteren sind ja in den Frühstadien überhaupt noch nicht in der Lage, sich unmittelbar aneinander zu binden, wohl jedoch an die Eltern.

Da sie aber gerade in diesen frühen Stadien die rotierenden Streifen schon so stark beachten, darf man hier wohl auf eine stärkere Beteiligung der Optomotorik schließen. Sie könnte sich im Vergleich zu den Maulbrütern auch deshalb stärker auswirken, weil die Schwärme bei den Substratbrütern ungleich größer sind.

Auch HORSTMANN (1959) fand gute optomotorische Reaktionen bei schwarmbildenden *Mugil cephalus*-Jungfischen, aber HARDER (im Druck) stellte bei Fischen verschiedenster Art und ökologischer Stellung uneinheitliche Reaktionen und keinerlei klare Beziehungen zu den Umweltverhältnissen fest. Das schließt natürlich nicht aus, daß eine optomotorische Reaktion da, wo sie vorhanden ist, ins Schwarmverhalten eingebaut wird.

b) Das Problem des Schwarmzusammenhaltes im Zusammenhang mit der Bindung an die Eltern. Nun wahren nicht nur Glieder eines Schwarmes untereinander Zusammenhalt, sondern meist auch mit den Elternfischen. Nur bei *macrocephala* bilden die Jungfische, sowie sie die Mundhöhle des Männchens verlassen haben, einen selbständigen Schwarm und schwimmen davon. Zu diesem Zeitpunkt sind sie schon vergleichsweise alt und ihre Bindungsbereitschaft ist entsprechend hoch; dadurch allein erscheint schon ein guter Schwarmzusammenhalt gesichert. Bei den anderen Arten wird der Zusammenhalt auf dem Wege über die Bindung an die Elternfische mehr oder weniger stark unterstützt.

Der Fall *tholloni* zeigt, daß ein elternloser, vollständiger Schwarm grundsätzlich auch ohne Bindung an die Elternfische oder anderen optischen Marken im Frühstadium der Entwicklung zusammenzubleiben vermag. Es konnte aber immer wieder festgestellt werden, daß die Gefahr der Aufspaltung in Gruppen groß ist. Da, wie gezeigt, in kleinen Gruppen ein Zusammenhalt überhaupt nicht mehr aufrechterhalten wird, tritt schließlich völlige Zer-

[9]) Ob und wie weit auch andere als optische Reize auf die Schwarmmitglieder wirken (Geruch, Wasserbewegung, Geräusche), bleibt einstweilen offen.

streuung ein. Die optische Orientierung auf die Eltern spielt also sicher für den Zusammenhalt bei *tholloni* eine bedeutende Rolle. Die Elternbindung kompensiert gleichsam, besonders in den Frühstadien, den Mangel an interindividueller Bindung. Auf der anderen Seite ist die Bindungsbereitschaft von Partner zu Partner bei *nilotica* im Stadium des Ausschwärmens bereits so weit entwickelt, daß diese zusammen mit den anderen in Betracht kommenden Bedingungen eine dauerhafte Gruppierung auch ohne Elternfisch gewährleistet.

Obwohl diese Frage nicht eigens geprüft wurde, darf man doch annehmen, daß die Bedeutung des Elternfisches für den Schwarmzusammenhalt im Vergleich zum Frühstadium von *tholloni* bei *nilotica* stark zurücktritt. Offensichtlich beobachten, daß besonders in älteren *Tilapia*-Schwärmen die an der Perisammenhaltes mehr und mehr ab, während die wechselseitige Bindung der Jungen untereinander immer stärker wird. Überhaupt ist die Orientierung der Jungfische auf die Eltern sicher in hohem Maße davon abhängig, ob die Jungfische sich zufällig in deren Nähe oder weiter ab befinden. Man kann sehr deutlich beobachten, daß besonders in älteren Tilapia-Schwärmen die an der Peripherie befindlichen Individuen auf Ortsveränderungen der Elternfische wenig reagieren, ganz im Unterschied zu denen, die sich mehr im Zentrum der Gruppe aufhalten. Die in den äußeren Teilen des Schwarmes stehenden Individuen machen mehr oder weniger den Eindruck selbständiger Gruppen, welche nur durch Vermittlung weiter innen schwimmender Tiere an die Eltern angeschlossen sind.

c) Die Frage der Faktorenspezifität. Mit Nachdruck ist hervorzuheben, daß artspezifische Unterschiede im interindividuellen Schwarmverhalten sich unter meinen Testbedingungen nicht gezeigt haben, wenn man dieses Verhalten auf das gleiche Entwicklungsniveau bezieht. In dem Verhalten der genau analysierten Zweiergruppe jedenfalls waren keine nennenswerten Unterschiede bei den drei Arten zu fassen. Auf der anderen Seite stellt sich das Schwarmverhalten von Art zu Art sehr verschieden dar, wenn man all die Unterschiede bedenkt, die soeben erörtert wurden. Sie alle ergeben sich jedoch aus den sehr erheblichen Altersunterschieden und damit Differenzierungsstadien, auf denen die Jungfische das Schwarmverhalten beginnen. Diese Unterschiede im Differenzierungsgrad wiederum sind durch die unterschiedlichen Eigrößen weitgehend zu erklären. Denn, wie auseinandergesetzt wurde, bestimmt die artspezifische Eigröße wesentlich das Entwicklungsniveau, auf dem die Jungfische mit dem Schwarmleben beginnen.

Zusammenfassung

1. Der Zusammenhalt kleiner Gruppen elternloser Jungfische im Stadium der beginnenden Schwarmbildung ist bei *T. macrocephala* (Maulbrüter im männlichen Geschlecht) und *T. nilotica* (Maulbrüter im weiblichen Geschlecht) gut, er fehlt ganz bei *T. tholloni* (Substratbrüter).

2. Die Bindung in der Zweiergruppe wird mit dem Differenzierungsgrad immer stärker. Sie ist entwicklungsphasen- und nicht artspezifisch bedingt. Auf gleichem Differenzierungsniveau sind Zweiergruppen aus Partnern verschiedener Art ebenso stabil wie artgleiche.

3. In der Zweiergruppe nähern sich die Tiere einander nur bis zu einem statistisch feststellbaren Mindestabstand; er nimmt mit dem Wachstum der Tiere zu und ist bei allen untersuchten Arten so gut wie gleich.

4. Jungfische aller drei Arten reagieren auf aus kleinen Kugeln zusammengesetze Schwarmattrappen; auch einzelne Kugeln lösen bei Einzel-

tieren Nachfolgen aus. Für den Mindest- und Höchstabstand scheint Sehwinkelkonstanz zu gelten.

5. Neben der direkten optischen Bindung von einem zum anderen (Zweiergruppe) sind für die Schwarmbildung auch optomotorische Reaktionen von wesentlicher Bedeutung.

6. Artspezifische Unterschiede im Schwarmverhalten brauchen nicht angenommen zu werden. Was sich an Verhaltensunterschieden zeigt, läßt sich auf Unterschiede des Entwicklungsniveaus zurückführen, das die Larven bzw. Jungfische bei Beginn des Schwarmlebens erreicht haben.

7. Die Entwicklungsgeschichte der drei Arten wurde vergleichend untersucht; dabei wurden die Unterschiede der Entwicklungsabläufe auf die artspezifische Eigröße bezogen (Abb. 4).

8. Im Zusammenhang mit der somatischen Entwicklung wurde die Entwicklung der Bewegungen der Larven und Jungfische vergleichend untersucht. Nennenswert sind die Unterschiede in der Frühphase der Entwicklung, in der bei *T. tholloni* das für Substratbrüter charakteristische „Schwänzeln" auftritt. Aus diesem geht die Schwimmbewegung hervor, deren Entwicklung bei allen drei Arten dem gleichen Schema folgt.

Summary

1. The coherence in small groups of parentless young fish in the primary phase of schooling is good in *T. macrocephala* (male mouthbrooder) and in *T. nilotica* (female mouthbrooder). There is none in *T. tholloni* (substrate brooder).

2. The intensity of coherence in groups of two specimens (twin-group) increases at the same rate as morphological differentiation. The intensity of contact therefore depends not on the species, but on the phase of development. In one and the same phase of morphological differentiation a twin-group combining members of different species is as stable as a twin-group composed by one species.

3. The members of the twin-group approach each other only up to a minimum distance. This minimum distance increases at the rate of the growth of the animals and is practically identical in the three species.

4. Young fish of all three species react upon artificial schools composed of globules. Even single globules induce single animals to following reactions. Minimum- and maximum-distances seem to be determined by two angles of constant opening in which objects are seen.

5. Apart from the immediate optical contact between the animals (twin-group), optomotor reactions are also very important for schooling.

6. It is not necessary to assume different factors determining the behaviour patterns in schooling for the three species. The reason for different behaviour in the primary phases of schooling lies in the difference of the developmental stages.

7. The stages of development of the three species are compared among each other; it is shown that the differences in the porcesses of development depend on different egg-sizes.

8. The development of motion of embryos and young fish is studied and compared with the somatic development. Only in an early stage of development *T. tholloni* differs in behaviour from *T. nilotica* and *T. macrocephala* by the so called wriggling which is typical for larvae of substrate brooder. *T. tholloni* develops 'wriggling' to the swimming motions which the two other species assume immediately after being released from the mouth cavity.

Literaturverzeichnis

Aronson, L. R. (1945): Influence of the stimuli provided by the male cichlid fish, *Tilapia macrocephala*, on the spawning frequency of the female. Physiol. Zool. **18**, 403—415 • Ders. (1949): An analysis of the reproductive behaviour in mouth-breeding cichlid fish *Tilapia macrocephala* (Bleeker). Zoologica, N. Y. **34**, 133—158 • Ders. (1951): Factors influencing the spawning frequency in the female cichlid fish *Tilapia macrocephala*. Amer. Mus. Novit., No. 1484, 1—26 • Baerends, G. P., and J. M. Baerends-van Roon (1950): An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes. Behaviour. Suppl. I, 1—243 • Braum, E. (1962): Erste Nahrungsaufnahme bei Blaufelchen- (*Coregonus wartmanni* Bloch) und Hecht-Jungfischen (*Esox lucius* L.) des Bodensees. Naturwissenschaften **49**, 189 • Ben-Tuvia, A. (1959): The biology of the cichlid fishes of Lakes Tiberias und Huleh. Bull. Res. Counc. of Israel, Sect. B, 8 B, No. 4, 153—188 • Breder, C. M., jr. (1951): Studies on the structure of the fish school. Bull. Amer. Mus. Nat Hist. **98**, 1—27 • Ders. (1959): Studies on the social groupings in fishes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **117**, 395—418 • Cridland, C. C. (1961): Laboratory experiments on the growth of *Tilapia* spp. The reproduction of *Tilapia esculenta* under artificial conditions. Hydrobiologica (Den Haag) **18**, 177—184 • Feuchter, I. (1951): Das Verhalten des Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*) in seiner Umwelt. Manuskript Tübingen • v. Frisch, K. (1912): Über den Farbwechsel der Elritze. Zool. Jb. Allg. Zool. u. Physiol. **32**, 171—225 • Ders. (1938): Zur Psychologie des Fischschwarmes. Naturwissenschaften **26**, 601—606 • Fryer, G. (1961): Observations on the biology of the cichlid fish *Tilapia variabilis* Boulenger in the northern waters of Lake Victoria (East Africa). Rev. Zool. Bot. Afr. **64**, 1—2 • Garrod, D. J. (1959): The growth of *Tilapia esculenta*, Graham in Lake Victoria. Hydrobiologica (Den Haag) **12**, 268—298 • Gebelein-Heite (1951): Statistische Urteilsbildung. Springer, Berlin • Gray, J. (1928): II. The growth-rate of the embryo of *Salmo fario*, III. The effect of temperature on the development of the eggs of *Salmo fario*. J. exper. Biol. **6**, 110—130 • Hamdorf, K. (1961): Die Beeinflussung der Embryonal- und Larvalentwicklung der Regenbogenforelle (*Salmo irideus* GIBB.) durch die Umweltfaktoren. Z. vergl. Physiol. **44**, 523—549 • Hempel, G., u. H. S. Blaxter (1961): Einfluß von Temperatur und Salzgehalt auf Myomerenzahl und Körpergröße von Heringslarven. Z. Naturforschg. **16b**, 227—228 • Horstmann, E. (1959): Schwarmstudien unter Ausnutzung einer optomotorischen Reaktion bei *Mugil cephalus* (Cuv.) Pubbl. Stazione Zool. Napoli **31**, 25—35 • Ilg, L. (1952): Über larvale Haftorgane bei Teleosteern. Zool. Jb. (Anat.) 577—600 • Joint Fisheries Research Organisation (1960): Annual Report 10, 32 • Keenleyside, M. H. A. (1955): Some aspects of the schooling behaviour of fish. Behaviour **8**, 183—244 • Kühme, W. (1962): Das Schwarmverhalten elterngeführter Jungcichliden (Pisces). Z. Tierpsychol. **19**, 513—538 • Kuenzer, P. (1962): Untersuchungen zur Brutpflege der Zwergcichliden *Apistogramma reitzgi* und *A. borelli*. Z. Tierpsychol. **19**, 56—83 • Kryžanovsky, S. G. (1934): Die Atmungsorgane der Fischlarven (Teleostomi). Zool. Jb. (Anat. und Ontog.) **58**, 21—60 • Ladiges, W. (1959): Beiträge zur Kenntnis der Cichliden des Tanganjikasees I. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. **44**, 431—438 • Lowe, R. H. (1953): Notes on the ecology and evolution of Nyasa fishes of the genus *Tilapia*, with a description of *T. saka* Lowe. Proc. zool. Soc. London 122 (4), 1035 to 1041 • Lowe, R. H. (McConnell) (1955): The fecundity of *Tilapia* species. E. Afr. agric. J. **11** (1), 45 • Dies. (1956): The breeding behaviour of *Tilapia* species, (Pisces, Cichlidae) in natural waters. Observations on *T. karomo* Poll and *T. variabilis* Boulenger. Behaviour (Leiden) **9**, 140—163 • Dies. (1959): Breeding behaviour patterns and ecological differences between *Tilapia* species and their significance for evolution within the genus *Tilapia* (Pisces, Cichlidae), Proc. Zool. Soc. London **132** (1), 1—30 • Noble, C. K., u. B. Curtis (1939): The social behavior of the jewel fish, *Hemichromis bimaculatus* Gill. Bull. Amer. Mus. Hist. **76**, 1—46 • Parr, A. E. (1927): A contribution to the theoretical analysis of schooling behaviour of fishes. Occ. Pap. Bingham Oceanogr. Coll. **1**, 1—32 • Peters, H. M. (1937): Experimentelle Untersuchungen über die Brutpflege von *Haplochromis multicolor*, einem maulbrütenden Knochenfisch. Z. Tierpsych. **1**, 201—218 • Ders. (1941): Fortpflanzungsbiologische und tiersoziologische Studien an Fischen. 1. *Hemichromis bimaculatus* Gill. Zschr. Morph. u. Ökol. Tiere **37**, 387—425 • Ders. (1959): Über die Beziehungen zwischen Eizahl und Eigewicht bei Fischen. Z. Naturforschg. **14b**, 584—592 • Ders. (1961): Zur morphologischen Kennzeichnung der ethologischen Gruppen der Gattung *Tilapia* (Teleostei, Cichlidae). Zool. Anz. **166**, 470—478 • Ders. (1963a) Untersuchungen zum Problem des angeborenen Verhaltens. Im Druck (Naturw.) • Ders. (1963b): Eizahl, Eigewicht und Gelegeentwicklung in der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei). Im Druck (Int. Rev. Ges. Hydrobiol.) • Peters, H. M., u. M. Brestowsky (1961): Artbastarde in der Gattung *Tilapia* (Cichlidae, Teleostei) und ihr Verhalten. Experientia (Basel) **17**, 261 • Schilder, A. u. M. (1951): Anleitung zu biostatistischen Untersuchungen. Niemeyer, Halle • Schutz, F. (1955): Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion bei Fischen und deren Verbreitung. Z. vergl. Physiol. **38**, 84—135 • Shaw, E. (1960): The development of schooling behaviour in

fishes. Physiol. Zool. **33**, 79—86 • Dies. (1961): The development of schooling in fish, II, Physiol. Zool. **34**, 263—272 • Dies. (1961): Minimal light intensity and the dispersal of schooling fish. Bull. de l'Inst. Oceanogr., Monaco, 1213, 11, pp. 8 • Dies. (1962): The schooling of fishes. Scientific American, June 1962, 128—138 • SHAW, E., and L. R. ARONSON (1954): Oral incubation in *Tilapia macrocephala*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **103** (5), 379—415 • SMITH, S. (1952): Studies on the development of the rainbow trout *(Salmo irideus)*, II. The metabolism of carbohydrates and fats. J. Exp. Biol. **29**, 650—666 • SPOONER, G. M. (1931): Some observations on schooling in fish. J. Mar. Biol. Ass., U. K. **17**, 421—448 • STEINMANN, P. (1951): Betrachtungen über die Schwarmbildung der Fische. „Aus der Heimat" 59, Heft 9 • STEVEN, D. M. (1958): Studies on the schooling behaviour of fish. I. Responses of two species to changes of illumination and olfactory stimuli. J. Exp. Biol. **36**, 261—280 • WEISS, O. (1921): Wachstum und Zellgröße bei *Cyprinus carpio* L. Zool. Jb. (Allg. Zool. und Physiol.) **38**, 137—168.

Lebenslauf

Am 23. Mai 1935 wurde ich in Stuttgart als fünftes und jüngstes Kind des Bauern Ludwig Dambach und seiner Ehefrau Mathilde, geb. Schwamm, geboren.

Meine Kindheit verbrachte ich in dem Dorf Höpfigheim im Kreis Ludwigsburg, dem Wohnort meiner Eltern.

Nach 5 Jahren Volksschule trat ich 1946 in das Progymnasium in Marbach am Neckar ein. Nach der mittleren Reife wechselte ich 1952 in das Mörike-Gymnasium zu Ludwigsburg über und legte dort 1955 die Reifeprüfung ab.

Im Sommer-Semester 1955 begann ich an der Technischen Hochschule Stuttgart das Studium der Biologie, Chemie und Geologie. Nach drei Semestern ging ich an die Universität Tübingen, wo ich im Frühjahr 1959 die philosophische Zwischenprüfung ablegte.

Mein Studium wurde in den ersten 7 Semestern durch Ferienarbeit und von meinen Eltern finanziert. Vom 8. Semester an erhielt ich ein Stipendium nach dem Honnefer Modell. Im Sommer 1959 begann ich am Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen unter Leitung von Herrn Professor Dr. H. M. Peters mit der hier vorliegenden Arbeit über das Schwarmverhalten von Tilapia-Jungfischen. Den praktischen Teil konnte ich im Herbst 1961 abschließen.

Meine akademischen Lehrer waren: In Biologie Professor Dr. E. Bünning, Professor Dr. K. G. Grell, Professor Dr. F. P. Möhres, Professor Dr. H. M. Peters, Professor Dr. W. Zimmermann; in Chemie Professor Dr. H. Bredereck, Professor Dr. J. A. Goubeau, Professor Dr. H. Hellmann, Professor Dr. W. Rüdorff; in Geologie Professor Dr. O. H. Schindewolf, Professor Dr. R. Schönenberg, Professor Dr. G. Wagner.